Série A, N° 2152
N° d'ordre :
3023

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JEAN-JACQUES LEGRAND

1re THÈSE. — LES COAPTATIONS SEXUELLES DES *Oniscoïdea*.

2e THÈSE. — L'HERMAPHRODISME CHEZ LES CRUSTACÉS ISOPODES.

Soutenues le 5 juillet 1946, devant la Commission d'examens

MM. PRENANT..... *Président.*
TEISSIER ..... } *Examinateurs.*
THOMAS..... }

PARIS
Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1946

Série A, N° 2152
N° d'ordre :
3023

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JEAN-JACQUES LEGRAND

1re THÈSE. — LES COAPTATIONS SEXUELLES DES *Oniscoïdea*.

2e THÈSE. — L'HERMAPHRODISME CHEZ LES CRUSTACÉS ISOPODES.

Soutenues le 5 juillet 1946, devant la Commission d'examens

MM. PRENANT..... . *Président.*
TEISSIER ..... } *Examinateurs.*
THOMAS..... }

PARIS
Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1946

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. CABANNES.

PROFESSEURS

P. MONTEL.....	† Théorie des fonctions.
L. BLARINGHEM ..	† Botanique.
G. JULIA.....	† Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
C. MAUGUIN.....	† Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY..	† Pétrographie.
A. DENJOY.....	† Géométrie supérieure.
L. LUTAUD.....	† Géographie physique et Géologie dynamique.
E. DARMOIS.....	† Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE.....	† Électronique et Radioactivité.
M. JAVILLIER.....	† Chimie biologique.
Robert LÉVY	† Physiologie comparée.
Henri VILLAT.....	† Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB.....	† Géologie.
P. PASCAL.....	† Chimie générale.
M. FRÉCHET.....	† Calcul des probabilités et Physique mathématique.
E. ESCLANGON....	† Astronomie.
Mme RAMART-LUCAS.	† Chimie organique.
H. BÉGHIN	† Mécanique physique et expérimentale.
FOCH	† Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER.....	† Électrotechnique générale.
De BROGLIE.....	† Théories physiques.
JOB.....	† Chimie générale.
PRENANT.....	† Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY.....	† Mécanique appliquée.
COMBES.....	† Physiologie végétale.
GARNIER.....	† Application de l'analyse à la géométrie.
PÉRES.....	† Mécanique rationnelle.
HACKSPILL.....	† Chimie minérale.
LAUGIER.....	† Physiologie générale.
TOUSSAINT.....	Technique Aéronautique.
M. CURIE.....	Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD.....	† Hautes températures.
CHAZY.....	† Mécanique analytique.
GAULT	† Chimie appliquée.
CROZE	† Physique théorique et Physique céleste.
DUPONT.....	† Théories chimiques.
LANQUINE.....	† Géologie structurale et géologie appliquée.
VALIRON	† Calcul différentiel et intégral.
BARRABÉ	Géologie structurale et géologie appliquée.
VAVON.....	† Analyse et mesures chimiques.
G. DARMOIS.....	† Mathématiques générales.
CHATTON.....	† Biologie maritime.
AUBEL.....	Chimie biologique.
Jacques BOURCART.	Géographie physique et Géologie dynamique.
Mme JOLIOT-CURIE.	Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL.....	† Botanique.
CABANNES.....	† Recherches physiques.
GRASSÉ.....	† Zoologie. Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST.....	Chimie organique.
BOULIGAND.....	Mathématiques.
CHAUDRON.....	Chimie.
WYART.....	Minéralogie.
TEISSIER.....	† Zoologie.
MANGENOT.....	† Biologie végétale (P.C.B.).
P. AUGER.....	† Physique quantique et relativité.
MONNIER.....	Physiologie générale.
PIVETEAU.....	Géologie.
ROCARD.....	Physique.
H. CARTAN.....	Calcul différentiel.
SCHAEFFER.....	† Physiologie des fonctions.
LAFFITTE.....	Chimie (P. C. B.).
LERAY.....	Mécanique théorique des fluides.
FAVART.....	Calcul des Probabilités et Physique Mathématique.
COULOMB.....	† Physique du Globe.
Melle COUSIN	Biologie animale (P. C. B.).
André CHRÉTIEN..	Analyse et mesures chimiques.
P. DRACH	Evolution des êtres organisés.
CHATELET.....	† Arithmétique et théorie des nombres.
EPHRUSSI.....	† Génétique.
WURMSER	† Biologie physico-chimique.
KASTLER.....	Physique.
BAUER.....	† Chimie-Physique.
RIVIÈRE.....	Géologie (P. C. B).

Secrétaire..... ..... CH. MONIER

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Jean-Jacques LEGRAND
Attaché de Recherches au C. N. R. S.
Laboratoire de Zoologie Sorbonne.

LES COAPTATIONS SEXUELLES

DES *ONISCOIDEA*

(Avec 20 figures et les planches IV à VI)

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 245

INTRODUCTION 246

TECHNIQUES 247

Généralités sur l'appareil copulateur des *Oniscoïdea* 248
a) Apophyses génitales mâles (p. 248) ; *b*) Pléopodes de la 2e paire (p. 249) ; *c*) Pléopodes de la 1re paire (p. 249) ; *d*) Caractères sexuels secondaires des péréiopodes mâles (p. 250).

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE ET FONCTIONNEMENT DES COAPTATIONS OBSERVÉES

CHAPITRE PREMIER. — COAPTATION APOPHYSE GÉNITALE-ENDOPODITES 1 . . 252

I. — *Etude anatomique*. 252

1. — Travaux antérieurs. 252

2. — Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les *Trichoniscidæ*. 254
a) Description de la coaptation chez *Oritoniscus flavus* B. L. (p. 254) ; examen de l'animal *in toto* (p. 254) ; étude des coupes transversales (p. 255) ; *b*) Genres voisins (p. 255) ; *c*) Cas d'*Alpioniscus heroldii* Verhoeff (p. 255) ; *d*) Cas d'*Hyloniscus riparius* Koch (p. 256) ; *e*) Cas de *Titanethes albus* Sch. (p. 256) ; *f*) Cas d'*Androniscus dentiger* Verh. (p. 256) ; *g*) Cas d'*Haplophthalmus danicus* B. L. (p. 257).

3. — Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les *Oniscoïdea* supérieurs 258
a) Description de la coaptation chez *Deto echinata* Guérin (p. 258) ; *b*) Cas de *Scyphax ornatus* Dana (p. 259) ; *c*) Cas d'*Armadilloniscus candidus* B. L. (p. 260) ; *d*) Des-

Pages

cription de la coaptation chez *Porcellio dilatatus* Brandt (p. 261).
α. Examen des organes *in toto* (p. 261); β. Coupes transversales (p. 262).
e) Variation de la coaptation chez les diverses familles des *Oniscoïdea* supérieurs (p. 264) : α. Variations dans la fermeté de la coaptation (p. 264) : β. Dents d'engrenage (p. 265) ; γ. Variations dans la forme des lamelles latérales et du corps de l'apophyse génitale (p. 266).
4. — Conclusion de l'étude anatomique (p. 267) : *a*) *Oniscoïdea* supérieurs (p. 267); *b*) *Trichoniscidæ* (p. 269); *c*) Nomenclature des superfamilles (p. 270).

II. — *Mode de fonctionnement de la coaptation* 271
1. — Rôle des différents organes copulateurs (p. 271) : *a*) Travaux antérieurs (p. 271) ; *b*) Recherches personnelles (p. 272) : α. *Oniscoïdea* supérieurs (p. 272) ; β. *Trichoniscidæ* (p. 274).
2. — Mécanisme de fonctionnement de la coaptation . . . 275

CHAPITRE II. — COAPTATION D'ACCROCHAGE DES ENDOPODITES 1 277

I. — *Etude anatomique*. 278
1. — La coaptation des endopodites 1 chez les *Trichoniscidæ*. 278
a) Description de la coaptation chez *Oritoniscus flavus* B. L. (p. 278); *b*) Genres voisins (p. 278); *c*) Genres primitifs (p. 279); *d*) Genres évolués (p. 280).
2. — Structure des pléopodes 1 chez les *Crinocheta*. . . . 281
a) Coaptation des endopodites 1 chez *Deto echinata* (p. 281); *b*) Structures des pléopodes 1 chez les genres voisins (p. 283) : α. *Scyphax ornatus* Dana (p. 283); β. *Armadilloniscus candidus* B. L. (p. 283); *c*) Structure des pléopodes 1 chez les *Crinocheta* supérieurs (p. 285).
3. — Conclusion de l'étude anatomique 286

II. — *Mode de fonctionnement de la coaptation* 289

CHAPITRE III. — EMBOITEMENT DES ENDOPODITES 1 CHEZ LES *SCYPHACIDÆ* . 291
a) *Deto echinata* Guérin (p. 291); *b*) *Scyphax ornatus* Dana (p. 292); *c*) *Armadilloniscus candidus* B. L. (p. 292).

Conclusion. 292

CHAPITRE IV. — RÉTENTION DE L'*APPENDIX MASCULINA* 293

I. — *Etude anatomique* 293
1. — Travaux antérieurs 293
2. — Rétention de l'*appendix masculina* chez les *Trichoniscidæ* 294
a) Coaptation chez *Androniscus dentiger* Verhoeff (p. 294); *b*) Variation de cette coaptation chez les autres genres (p. 294).

Pages

3. — Rétention de l'*appendix masculina* chez les *Crinocheta*. 297
a) Coaptation chez *Porcellio dilatatus* Brandt (p. 297) ; *b*) Evolution de la coaptation chez les diverses familles (p. 299).

4. — Conclusion de l'étude anatomique 300

II. — *Mode de fonctionnement de la coaptation*. 301

CHAPITRE V. — PINCES PRÉHENSILES DU 7e PÉRÉIOPODE DES MALES . . . 302

I. — *Etude anatomique* 302

1. — Travaux antérieurs 302

2. — Caractères sexuels secondaires du péréiopode 7 chez les *Haplophthalminæ* (p. 303) : *a*) Pince d'*Haplophthalmus danicus* B. L. (p. 303) ; *b*) Différenciations sexuelles du péréiopode 7 chez d'autres genres (p. 303).

3. — Caractères sexuels secondaires du péréiopode 7 chez les *Trichoniscinæ* (p. 306) : *a*) Pince préhensile de *Miktoniscus chavesi* Dollfus (p. 306) ; *b*) Pince préhensile de *Trichoniscoïdes cadurcensis furcillatus* Legrand (p. 307) ; *c*) Pince préhensile d'*Androniscus dentiger* Verhoeff (p. 307) ; *d*) Différenciations sexuelles du péréiopode 7 chez d'autres genres (p. 308).

4. — Caractères sexuels secondaires des *Armadillidiidæ* (p. 310) ; *a*) Pince préhensile d'*Eluma purpurascens* B. L. (p. 310) ; *b*) Différenciations sexuelles du péréiopode 7 chez d'autres genres (p. 310).

II. — *Mode de fonctionnement des pinces préhensiles*. 311

DEUXIÈME PARTIE

DÉVELOPPEMENT ET MÉCANISME DE FORMATION DES COAPTATIONS OBSERVÉES

CHAPITRE PREMIER. — COAPTATION APOPHYSE GÉNITALE-ENDOPODITES 1 . . 315

1. — Différents stades du développement 315

2. — Mode d'assemblage des organes chez l'adulte 318

3. — Etude expérimentale du développement (p. 320) : *a*) Développement indépendant de chaque organe (p. 320) : α. Apophyse génitale (p. 321) ; β) Endopodites 1 (p. 321) ; *b*) Régénération indépendante de chaque organe (p. 322) ; *c*) Déploiement indépendant des organes chez l'adulte (p. 322) ; *d*) Etude de malformations de la coaptation (p. 322).

4. — Conclusion 324

CHAPITRE II. — COAPTATION D'ACCROCHAGE DES ENDOPODITES 1 325

1. — Développement de la coaptation 325

2. — Mécanisme de formation de la coaptation 325

3. — Conclusion 326

Pages

CHAPITRE III. — APPAREIL DE RÉTENTION DE L'*APPENDIX MASCULINA* . . 327

1. — Développement de la coaptation (p. 327) : *a*) Etude du mode de développement mue par mue (p. 327) ; *b*) Etude biométrique du développement de la coaptation (p. 328).

2. — Etude expérimentale (p. 331) : *a*) Développement indépendant de l'exopodite 5 (p. 331) ; *b*) Régénération indépendante de l'exopodite 5 (p. 331).

3. — Conclusion 331

CHAPITRE IV. — EMBOITEMENT DES ENDOPODITES 1 CHEZ LES *SCYPHACIDÆ* . 332

1. — *Deto echinata* 332

2. — *Armadilloniscus candidus* 332

CHAPITRE V. — MODE DE DÉVELOPPEMENT DES PINCES PRÉHENSILES . . . 332

1. — Développement de la pince d'*H. danicus* 333

2. — Développement de la pince d'*Androniscus dentiger* . . . 334

3. — Conclusion 336

CONCLUSION GÉNÉRALE DE L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT 337

TROISIÈME PARTIE

RÉALISATION EXPÉRIMENTALE DE COAPTATIONS

I. — Développement normal des endopodites 1 en l'absence de l'apophyse génitale 340

II. — Régénération anormale de l'apophyse génitale 342

III. — Régénération simultanée des endopodites 1 en l'absence de l'apophyse génitale 344

IV. — Conclusion de l'étude expérimentale 344

QUATRIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES. HYPOTHÈSES

CHAPITRE PREMIER. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES SUR LES COAPTATIONS SEXUELLES DES *ONISCOIDEA* 346

CHAPITRE II. — ANALYSE SUCCINCTE DES COAPTATIONS DÉCRITES CHEZ D'AUTRES GROUPES 356

CHAPITRE III. — HYPOTHÈSES SUR LA FORMATION ET L'ÉVOLUTION DES COAPTATIONS 373

1. — Théorie larmarkienne (p. 373) ; 2. — Théorie de l'induction (p. 374) ; 3. — Théorie mutationniste (p. 375).

RÉSUMÉ 381

SUMMARY 384

BIBLIOGRAPHIE. 385

AVANT-PROPOS

J'exprime ici toute ma gratitude à M. le Professeur Ch. Pérez Membre de l'Institut qui, en m'accueillant au laboratoire de Zoologie de la Sorbonne et à la Station de Biologie de Roscoff, a su éveiller en moi l'enthousiasme de la recherche. C'est à lui que je dois de m'être attaché à l'étude des Isopodes terrestres, matériel biologique de choix. Je lui dois également mon premier poste dans l'enseignement supérieur : préparateur au titre de l'Ecole des Hautes Etudes, ainsi qu'un appui bienveillant et décisif pour l'obtention de bourses Arconati, puis du C. N. R. S.

Ma profonde reconnaissance va également à M. le Professeur M. Prenant, le courage civique qu'il associe intimement à sa vie de savant à toujours été l'objet de mon admiration et un exemple à suivre. Ses conseils éclairés, toujours empreints d'une bonté proverbiale et ouverte à tous, orientèrent mes recherches vers le problème captivant des coaptations.

Que M. le Professeur G. Teissier, Directeur du Centre National de la Recherche Scientifique trouve ici l'expression de mon entière gratitude pour ses judicieux conseils qui m'ont toujours soutenu dans mon travail. Darwiniste convaincu, il a su, avec M. le Professeur M. Prenant, me guider dans la voie du rationalisme moderne. Je lui suis aussi profondément reconnaissant pour avoir bien voulu soutenir de sa haute autorité ma nomination au poste d'attaché de recherches au C. N. R. S.

Tout au long de mes recherches j'ai eu la chance de bénéficier de la haute expérience et des connaissances approfondies en matière d'Isopodes terrestres de M. le Professeur A. Vandel de la Faculté des Sciences de Toulouse. Les conseils autorisés qu'il a bien voulu me prodiguer à chacun de ses voyages à Paris et dans chacune de ses lettres amicales m'ont été d'un précieux secours. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je n'oublie pas les enseignements profitables retirés des discussions que M. le Professeur P. Grassé a eu la gentillesse d'avoir avec moi.

Je suis reconnaissant envers M. le Professeur J. A. Thomas pour l'initiation aux techniques biologiques qu'il m'a donnée en m'ac-

cueillant en 1938 comme assistant dans son Laboratoire de culture des tissus à l'Institut Pierre Curie. C'est ce stage hautement profitable qui a contribué le plus à orienter l'étudiant que j'étais vers la Biologie animale.

J'exprime mes vifs remerciements à M. le Professeur L. Fage qui m'a bienveillamment ouvert la riche collection d'Isopodes terrestres du Muséum qui me fut si utile dans mes déterminations.

J'adresse mes sincères remerciements à Mlle L. Dehorne chef de Travaux à la Faculté des Sciences de Paris, qui a été pour moi au Laboratoire de Zoologie non seulement une amie mais aussi un guide par sa grande connaissance de la morphologie des Arthropodes.

Je remercie la Direction du *Bulletin Biologique* de l'accueil bienveillant qu'elle a fait à ce travail, et tout particulièrement M. le Professeur M. Caullery, membre de l'Institut, dont les conseils me furent précieux pour ordonner le manuscrit.

INTRODUCTION

Les coaptations sont des dispositifs anatomiques constitués par l'association morphologique et fonctionnelle de deux organes indépendants.

Connus pour la plupart des anciens anatomistes, leur intérêt biologique a été mis en lumière par L. Cuénot (1921). Ces dispositifs ont été depuis l'objet de maintes études descriptives chez les Arthropodes (Insectes, Crustacés, Arachnides) et chez les Mollusques céphalopodes. Leur étude anatomique révèle le plus souvent, chez l'animal adulte, un ajustement très précis des deux organes indépendants. Par ailleurs l'étude du mode de fonctionnement de ces appareils pose souvent une énigme quant à leur utilité.

C'est de l'opposition entre cette précision et cette utilité discutable qu'est née cette opinion, émise par L. Cuénot et reprise par maints auteurs, que l'origine et l'évolution de ces dispositifs posent « un des problèmes les plus graves de la biologie et de la philosophie ».

Quelle que soit la difficulté de ce problème, elle ne justifie nullement le recours à des notions métaphysiques dont certains auteurs, tels L. Cuénot et J. Corset, ont cru devoir user. De telles « solu-

tions » ne peuvent être que nuisibles à l'examen scientifique du problème, ou tout au moins inutiles.

Si, parmi les Crustacés, les Décapodes et les Amphipodes ont fait l'objet d'études détaillées au point de vue des coaptations, il n'en est pas de même des Isopodes terrestres, à part quelques observations sur l'enroulement.

La présente étude s'est limitée aux *coaptations sexuelles :* ce terme n'a pour ambition que de rassembler sous une épithète commune des dispositifs variés, la plupart mal connus ou inconnus des carcinologistes, reliant, soit les appendices copulateurs, soit des caractères sexuels secondaires du 7e péréiopode des mâles.

TECHNIQUES

I. — Elevages

La technique qui a donné les meilleurs résultats pour l'élevage d'individus isolés de toutes tailles, a consisté à employer des godets de verre coulé creusés à leur face inférieure d'une rainure circulaire permettant de les empiler.

Le fond des godets a été tapissé de coton hydrophile maintenu constamment humide.

La nourriture a consisté en feuilles mortes fermentées dans l'eau jusqu'à prendre une teinte brun-noir.

Tous les élevages ont été maintenus à l'obscurité.

L'observation de la mue étant capitale, tant pour l'étude du développement (prélèvement des exuvies), que pour l'étude expérimentale, il importe de visiter matin et soir les élevages pendant la période critique (calculée d'après la moyenne des deux ou trois mues précédentes).

II. — Examens macroscopiques et microscopiques

Toutes les observations ont été faites de préférence sur des animaux vivants ou fraîchement tués : le séjour prolongé des pièces dans l'alcool déforme notablement les coaptations.

La méthode qui s'est avérée la meilleure pour fixer les appendices dans leur position naturelle est le dessèchement assez rapide, sur une platine chauffante, d'individus fraîchement tués.

III. — Techniques histologiques

Les pièces ont été incluses soit par la méthode de Chatton, à la gélose-paraffine, pour les plus grands individus, soit par la méthode collodion-paraffine, pour les *Trichoniscidæ* et tous les jeunes stades. Les temps

employés pour les différents bains sont ceux qu'a préconisés J. Millot : déshydratation progressive ordinaire ; 24 heures dans l'alcool absolu-éther ; 48 heures dans la solution de collodion à 1 o/o dans l'alcool-éther ; deux bains de 30 minutes dans le toluène, puis inclusion à la paraffine.

Coupes à 5 μ au microtome à rasoir oblique ou au microtome ordinaire (les résultats ont été sensiblement égaux), en opérant *lentement*.

Coloration à l'hémalun-éosine.

GÉNÉRALITÉS SUR L'APPAREIL COPULATEUR DES *ONISCOIDEA*

L'appareil copulateur des *Oniscoïdea* a été étudié par de nombreux auteurs car sa grande variabilité constitue un excellent critère de reconnaissance, aussi bien des grands groupes (tribus, superfamilles) que des genres et des espèces.

A. Vandel (1943) a publié au cours de son étude sur l'origine et l'évolution des *Oniscoïdea* un excellent résumé auquel j'emprunterai nombre de passages.

L'appareil copulateur comprend 0, 1 ou 2 apophyses génitales qui ne sont pas des appendices, et une ou plusieurs paires de pléopodes qui jouent le rôle d'organes copulateurs.

Dans tous les groupes d'*Oniscoïdea* la 2^{e} paire de pléopodes est différenciée dans ce sens ; la 1re paire l'est également dans la plupart des groupes. Enfin beaucoup plus rarement les pléopodes postérieurs participent à la copulation.

a) *Apophyses génitales mâles* (Pl. IV, fig. 1*a*, 5*a* ; Pl. V, fig. 1*a*, 2*a*, 3*a*, 4*a*). — Ce ne sont pas des appendices mais de simples refoulements de la face sternale à la limite du péréion et du pléon. L'étude de leur développement et de leur régénération montre que leur croissance est liée à la présence des canaux déférents dont elles renferment la partie distale. Ces apophyses sont doubles chez les *Ligiidæ* qui ont seuls conservé ce caractère des formes marines. Elles ont disparu, sans doute secondairement chez les *Tylidæ* et *Mesoniscidæ*. Tous les autres *Oniscoïdea* ne présentent qu'une seule apophyse génitale résultant de la fusion des deux apophyses génitales primitives. Chez les *Oniscoïdea* supérieurs les canaux déférents restent distincts dans toute leur longueur et débouchent à l'extérieur par deux orifices latéraux (Verhoeff 1936). Chez les *Trichoniscidæ* les canaux déférents se fusionnent à l'intérieur de l'apophyse génitale en un canal unique débouchant à l'extérieur

par un orifice situé à la pointe de l'organe. Chez les *Trichoniscidæ* et les *Oniscoïdea* supérieurs cette apophyse est flanquée de chaque côté par les endopodites de la 1re paire de pléopodes. Une étude anatomique précise de ces trois organes *in situ* complétée de façon indispensable par l'examen de coupes transversales sériées montre qu'une coaptation remarquable les unit, non seulement chez les *Oniscoïdea* supérieurs mais, contrairement au dire de tous les auteurs antérieurs, également chez les *Trichoniscidæ*.

b) *Pléopodes de la 2e paire.* — Les pléopodes de la 2e paire sont différenciés en organes copulateurs chez tous les *Oniscoïdea*, de même que chez tous les Isopodes. Ils comprennent : un basipodite sur lequel s'articulent un exopodite foliacé et un endopodite allongé et biarticulé. Exopodite et endopodite n'ont pas la même valeur morphologique : l'endopodite correspond à la lame interne ou *appendix masculina* de l'endopodite des formes aquatiques (Calman 1909). L'extrémité de l'*appendix masculina* présente une grande variabilité de forme ce qui correspond vraisemblablement à des modes de copulation différents : arrondie chez les *Oniscoïdea* primitifs : *Tylidæ*, *Ligiidæ* et certains *Trichoniscidæ*, elle a probablement pour fonction dans ce cas de déposer le sperme à la surface des orifices femelles ; elle est en crochet ou en pointe chez bon nombre de *Trichoniscidæ* ; chez les *Trichoniscidæ* les plus évolués et tous les *Oniscoïdea* supérieurs l'*appendix masculina* se termine par une pointe effilée qui introduit le sperme dans les conduits génitaux femelles. La longueur de l'*appendix masculina* est très variable. Dans la plupart des groupes il atteint l'extrémité de l'exopodite du 5e pléopode. Il peut être cependant plus court, comme chez de nombreux *Trichoniscidæ* où son extrémité ne dépasse pas la base de cet exopodite. Il peut enfin dépasser la pointe de cet exopodite (*Deto echinata* Guérin).

Une étude anatomique précise m'a permis de mettre en évidence qu'un rapport étroit existe, chez les *Trichoniscidæ* supérieurs et certains *Oniscoïdea* supérieurs, entre l'exopodite du 5e pléopode et la partie terminale de l'*appendix masculina*. L'exopodite 5 présente un appareil de rétention de l'endopodite 2 qui est une remarquable coaptation d'accrochage.

c) *Pléopodes de la 1re paire* (Pl. IV, fig. 1*a*, 2, 3*a*, 5*b*, 6*a* ; Pl. V, fig. 1*b*, 2*b*, 3*b*, 4*b*). — Ils comprennent un basipodite sur lequel s'insèrent un exopodite foliacé et un endopodite de forme variable

jouant chez la plupart des *Oniscoïdea* un rôle dans la copulation. Absents ou réduits chez les *Tylidæ* et les *Mesoniscidæ* les pléopodes de la 1re paire sont encore indifférenciés dans le sens de la copulation chez les *Ligiidæ*. Déjà chez *Ligidium hypnorum* Cuvier l'endopodite présente un allongement du côté interne qui est la première indication que l'on peut suivre chez les *Trichoniscidæ* et les *Oniscoïdea* supérieurs (Legrand 1941, Vandel 1943).

Chez les *Trichoniscidæ* inférieurs l'endopodite se présente sous la forme d'une lame plus ou moins allongée correspondant à la partie interne de l'endopodite de *Ligidium*, terminé par une tige plumeuse. Chez les *Trichoniscidæ* supérieurs l'endopodite 1 se transforme en un véritable organe copulateur analogue à celui des *Oniscoïdea* supérieurs : il est formé de deux articles, l'article distal résultant vraisemblablement de la transformation de la tige plumeuse primitive. Cet article est creusé en gouttière, sa pointe est moins fine que celle de l'endopodite 2. La position des endopodites 1 de part et d'autre de l'apophyse génitale, chez les *Trichoniscidæ* et les *Oniscoïdea* supérieurs, les désigne comme devant recevoir en premier le sperme au sortir des canaux déférents débouchant à l'extrémité de l'apophyse. Son rôle est probablement celui d'un organe adjuvant de la copulation transmettant le sperme à l'endopodite 2.

Une étude anatomique de la 1re paire de pléopodes, au cours de laquelle l'examen de coupes transversales sériées est indispensable, m'a permis de mettre en évidence que les endopodites symétriques et également les basipodites symétriques sont reliés par une coaptation d'accrochage. Cette coaptation, typique chez les termes moyens de l'évolution des *Trichoniscidæ* et des *Oniscoïdea* supérieurs, se transforme en soudure au niveau des basipodites chez les termes supérieurs de ces deux phyllums.

d) *Caractères sexuels secondaires des péréiopodes mâles.* — Les péréiopodes des mâles présentent un grand nombre de formations qui facilitent le maintien du mâle sur la femelle pendant l'accouplement. Ces formations sont très variées : brosses de soies spéciales ou d'écailles couvrant la face stermale du carpodite et du méropodite des péréiopodes antérieurs, différenciations variables du 7e péréiopode. A. Vandel a publié (1925) une monographie détaillée des caractères sexuels secondaires des *Oniscoïdea*, où les caractères des péréiopodes tiennent une grande place.

Les péréiopodes mâles ne portent aucune différenciation chez les *Tylidæ*. Chez les *Ligiidæ* ce sont les péréiopodes antérieurs qui présentent des formations constituées principalement par des brosses de soies. Chez les *Trichoniscidæ* ce sont surtout les péréiopodes 7 qui présentent des formations variées, les péréiopodes antérieurs n'étant qu'assez rarement ornés de brosses de soies ou d'écailles. Enfin les *Oniscoïdea* supérieurs présentent pour la plupart des brosses de soies sur les péréiopodes antérieurs, ces brosses pouvant même s'étendre à tous les péréiopodes chez certains *Armadillidium* et *Armadillo*, et des formations très variées sur les différents articles du 7e péréiopode.

A. Vandel (1925) considère avec juste raison comme une coaptation sexuelle la présence, sur deux articles successifs du péréiopode 7 de certaines espèces, de formations disposées de telle façon qu'elles figurent une pince préhensile servant au mâle à se maintenir sur la femelle pendant l'accouplement.

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE, FONCTIONNEMENT ET DÉVELOPPEMENT DES COAPTATIONS OBSERVÉES

CHAPITRE PREMIER. — COAPTATION APOPHYSE GÉNITALE. ENDOPODITES 1

I. — Étude anatomique.

1. — *Travaux antérieurs.*

Les rapports étroits existant entre l'apophyse génitale et les pléopodes de la première paire ont été tout d'abord décrits par H. Friedrich (1883) qui a joint l'étude des organes *in toto* à l'examen de coupes transversales sériées. Cet auteur n'a étudié qu'une espèce : *Porcellio scaber* Latreille. Il a décrit à l'aide de l'examen des coupes transversales, une union lâche des trois organes dans la partie proximale, puis beaucoup plus intime vers le milieu : « ... so dass eine Trennung dieser Stücke von einander nur gewaltsam geschehen kann... »

A. Arcangeli (1927) a précisé que ce sont les endopodites de la 1re paire des pléopodes qui entrent en liaison avec l'apophyse génitale, mais il prétend que l'apophyse génitale ne présente pas du tout la forme qu'a décrite Friedrich (dont le dessin a été repris par Vandel (1925) : « La figure 2 mostra una sezione transversale semischematica dell'appendice eiaculatoria e dei due endopoditi del 1° paio. In essa si vede che la superficie caudale si collega con quella rostrale per una curva continua, in modo che lateralmente

non si forma una rientranza quale é strata raffigurata da Friedrich et da Vandel, rientranza che dovreble accogliere un forte rilievo mediale dell'endopodite del rispettivo lato » (p. 128).

Enfin Arcangeli invoque deux raisons pour expliquer l'union solide des trois organes telle que l'a décrite Friedrich : « Se negli Oniscidi conservati in alcool o altro liquido l'appendice eiaculatoria oppone una resistenza a separarsi dagli endopoditi, il fatto dipende in parte dalla rigidita dovuta all'azione del liquido conservatore in parte alla coagulazione avvenuta di quel liquido attaccaticcio che bagna la superficie delle appendici del pleon » (p. 128).

K. W. Verhoeff (1935) dans une étude détaillée de l'appareil copulateur des *Trichoniscidæ* et des *Oniscoïdea* supérieurs devenue la base de la nomenclature des superfamilles, décrit ainsi les rapports entre l'apophyse génitale et les endopodites 1 chez les *Trichoniscidæ* (p. 83) « er (der Genitalkegel) wird auch zugleich von den 1. Endopoditen wie von zwei Halbscheiden vollständig umschlossen sodass er in seiner Ruhelage von unten her ganz verdeckt ist. Dieser Genitalkegel bezeichne ich deshalb als Endophor. »

Au sujet des *Oniscoïdea* supérieurs, Verhoeff revient sur l'interprétation d'Arcangeli, en déclarant à propos de l'union des endopodites 1 et de l'apophyse génitale (p. 84). « Nach meinen Beobachtungen... ist aber die Ineinanderkeilung beider Organe noch viel tiefer, in dem an den Spitzen nicht eine leichte Bucht jederseits austritt (wie es die fig. 2 Arcangeli) andeutet sondern eine eingeschnittene Rinne. » Verhoeff donne à l'appui une figure (Abb. 24).

Il oppose par ailleurs la conformation des *Trichoniscidæ* à celles des *Oniscoïdea* supérieurs, chez lesquels : « Der Genitalkegel ist von unten her in seiner Ruhelage stets deutlich sichtbar als ein zigarrenförmiger Körper, der also von den 1. Endopoditen nicht bedeckt wird. Es besteht aber ein Anpassung des Genitalkegels an die 1. Endopodite, durch welche eine Verankerung beider in der Ruhelage bewirkt wird... Dieser Genitalkegel, den ich im Gegensatze zu a (*Endophor*) als *Embolophor* bezeichne, ist auch oben frei sichtbar und nach hierhin sind auch die zarten Mündungen der Samenwege gerichtet. »

Verhoeff (1938) s'est servi du terme d'*Endophor* pour désigner *Trichoniscidæ* et *Buddelundiellidæ* sous le nom d'*Endophora*, tandis qu'il leur opposait les *Oniscoïdea* supérieurs, désignés sous le nom d'*Embolophora*. Chez ceux-ci l'apophyse génitale, du type

Embolophor est visible et rendue solidaire des endopodites de la première paire de pléopodes par un accrochage : à la position repos (Verhoeff). Vandel (1943) fait sienne la description de Verhoeff en disant (p. 77) : « L'apophyse génitale des *Trichoniscidæ* est encadrée par les endopodites de la première paire de pléopodes et complètement recouverte par eux du côté ventral..., chez les *Oniscoïdea* supérieurs l'apophyse génitale est également encadrée par les endopodites de la première paire, mais elle reste libre à la partie supérieure et à la partie inférieure. Elle est maintenue solidement en place grâce à deux paires de lamelles latérales délimitant sur chacune de ses faces une gouttière dans laquelle s'engage un rebord saillant de l'endopodite de la première paire. »

Enfin Vandel propose par ailleurs (*ibid.*, p. 127 et 128) un excellent système de classification mais reprend les termes d'*Endophora* et d'*Embolophora*.

2. — *Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les* Trichoniscidæ.

a) *Description de la coaptation chez Oritoniscus flavus B. L. Examen de l'animal* in toto. — L'apophyse génitale à la forme d'une languette mince et allongée. Son insertion, à la limite du 7e sternite thoracique et du pléon, est cachée par une pellicule transparente en forme de lobe, issue du bord distal du sternite 7. J'ai donné le nom de *pagne* à cette formation (1941). Elle n'existe pas chez la femelle où le bord distal du 7e sternite est simplement légèrement convexe. L'apophyse génitale s'insinue sous les exopodites de la 1re paire de pléopodes, qui ne masquent d'ailleurs que ses bords, et se termine en fer de lance, flanquée de chaque côté par l'article distal en forme de fouet des endopodites 1. Ces derniers se composent de deux articles : un article basal triédrique, un article distal long et mince. L'article basal repose par une face parfaitement lisse sur le basipodite de la paire suivante. Du côté sternal il présente une arête vive délimitant deux faces latérales, la face interne étant accolée à l'apophyse génitale. Si on prélève les exopodites 1 on peut apercevoir en effet l'apophyse génitale reposant sur les endopodites 1 et encastrée dans une rigole délimitée par les faces latérales des articles basaux (Pl. IV, fig. 1*a*).

Etude des coupes transversales sériées. — L'apophyse génitale, vue en coupe transversale, apparaît au voisinage de son insertion sous la forme d'un triangle isocèle à base ventrale. Une mince couche cellulaire riche en noyaux double le contour chitineux. Au centre on aperçoit les deux canaux déférents accolés l'un à l'autre, à lumière centrale et à protoplasme périphérique contenant de nombreux noyaux ; à ce niveau les basipodites 1 présentent du côté interne et dans l'angle sternal un biseau : la face plane de ce biseau est accolée à la face latérale correspondante de l'apophyse qui est donc enfoncée comme un coin entre les deux basipodites. Nous sommes en présence d'une coaptation de deux surfaces planes, ce qui correspond à la terminologie de *coaptation par juxtaposition* de Corset (1931) (Pl. IV, fig. 1*b*). Dans les coupes plus distales il y a de même adaptation parfaite entre le contour latéral de l'apophyse génitale et la face interne des endopodites 1. Cette dernière est le plus souvent concave et correspond alors à une convexité de la partie tergale de l'apophyse génitale : la coaptation par juxtaposition se poursuit ainsi tout le long de l'article basal de l'endopodite 1. Au delà, au niveau du fouet terminal des endopodites, l'apophyse affecte une forme circulaire.

b) *Genres voisins.* — Cette coaptation par simple juxtaposition des faces latérales de l'apophyse génitale et de la face interne de l'article basal des endopodites 1 se retrouve chez les genres *Phymatoniscus* Racovitza, *Trichoniscoïdes* Sars, *Scotoniscus* Racovitza, *Nesiotoniscus* Racovitza et *Trichoniscus* B. L. (= *Spiloniscus* Rac.) (fig. 3*a*), qui présentent la même conformation triédrique de cet article basal.

c) *Cas d'Alpioniscus heroldii Verhoeff.* — Chez cette espèce l'apophyse génitale est de grande taille. Ce caractère peut être considéré comme archaïque, témoin d'une fusion récente des apophyses séparées et de grande taille relativement aux pléopodes que l'on trouve chez les *Ligiidæ*. Par contre les endopodites 1 sont très petits et de structure également archaïque, voisine de celle observée chez *Ligidium* (Vandel, 1943) ; l'apophyse génitale les recouvre presque entièrement. L'examen des coupes transversales montre que l'apophyse présente la forme d'un champignon renversé (le chapeau étant ventral). La face dorsale du chapeau repose sur la face ventrale des endopodites 1, tandis que la face interne de ceux-ci s'appuie contre le corps de l'apophyse (pied du champi-

gnon) dont elle épouse le contour, surtout dans la partie proximale des endopodites 1 et au niveau des basipodites.

Nous sommes ici en présence d'un début d'*emboîtement* des trois organes : au lieu de la forme triangulaire décrite précédemment l'apophyse génitale présente une échancrure latérale où vient se loger l'endopodite 1 (ou le basipodite 1) correspondant (Pl. IV, fig. 4).

d) *Cas d'Hyloniscus riparius Koch.* — Chez les jeunes mâles la coaptation est identique à celle que j'ai décrite chez *Oritoniscus*, il y a simple juxtaposition de l'apophyse et des endopodites 1. Par contre chez les mâles plus âgés l'arête sternale de l'article basal des endopodites émet du côté interne une mince pellicule transparente surtout développée dans la partie proximale de l'article (Pl. IV, fig. 2). Cette pellicule recouvre partiellement la face sternale de l'apophyse génitale. Cette dernière est donc emboîtée dans une rigole partiellement fermée.

e) *Cas de Titanethes albus Sch.* — Chez cette espèce l'endopodite 1 comprend également deux articles : un article basal allongé triédrique, un article distal en forme de stylet rigide. Si on examine la face interne de l'article basal, on voit qu'elle est évidée dans son tiers antérieur (Pl. IV, fig. 3*a*). Dans cette partie évidée se logent les bords du tiers antérieur de l'apophyse génitale qui est ainsi solidement maintenue en place par le jeu des muscles de l'endopodite. Dans sa partie distale elle est étroitement accolée au bord interne des endopodites. L'examen des coupes transversales montre que dans leur partie proximale les endopodites 1 présentent du côté interne *un évidement semi-circulaire* découpant deux lèvres : l'une ventrale, l'autre dorsale, sensiblement de même longueur enserrant l'apophyse génitale. Dans les coupes plus distales la lèvre ventrale diminue de taille, tandis que la lèvre dorsale s'allonge. Il s'agit là d'une variation de la coaptation observée chez *Hyloniscus* réalisant un encadrement plus ferme de l'apophyse génitale.

f) *Cas d'Androniscus dentiger Verhoeff.* — Les endopodites 1 de cette espèce présentent un article basal triédrique et un article distal en forme de tige terminé par une sorte de cuillère ; partie aplatie et élargie dont on ne trouve pas d'équivalent chez les autres *Trichoniscidæ* (Pl. IV, fig. 5*b*). En coupe transversale les deux tiers antérieurs de l'apophyse génitale présentent une section

triangulaire analogue à celle de l'apophyse d'*Oritoniscus* et dont les faces latérales sont accolées à la face interne des endopodites 1. L'apophyse génitale présente dorsalement au niveau du tiers distal une curieuse formation : *un disque de forme elliptique dont les bords sont hérissés de soies courtes et trapues* (Pl. IV, fig. 5*a*). A ce niveau la section transversale de l'apophyse a la forme d'un X. Les soies coiffent l'extrémité des branches dorsales de cet X. Les endopodites 1 sont encastrés dans l'encoche médiane (Pl. IV, fig. 5*c*, 5*d*). La convexité de leur bord interne épouse exactement la forme de cette encoche. Au delà du disque, la partie dorsale de l'apophyse est simplement globuleuse. L'apophyse a la forme d'un champignon renversé au pied élargi. Le bord interne des endopodites s'appuie toujours contre les flancs de l'apophyse mais l'encoche qui le reçoit disparaît peu à peu. L'aspect des coupes distales est identique à celui observé chez *Alpioniscus*. Nous voyons donc se succéder chez cette espèce, d'avant en arrière des coaptations présentant des degrés très différents de fermeté : coaptation lâche par simple *juxtaposition*, puis changement brusque dû à la présence du disque denté qui permet un *emboîtement perfectionné des trois organes*, enfin *emboîtement de plus en plus lâche*. Il est remarquable qu'au niveau du disque soit réalisée une coaptation morphologiquement inverse mais fonctionnellement homologue de celle que nous avons observée chez *Titanethes* : les trois organes sont encastrés l'un dans l'autre dans les deux cas, chez *Titanethes* ce sont les endopodites qui enveloppent l'apophyse génitale, chez *Androniscus* ils sont au contraire encastrés dans l'apophyse génitale.

g) *Cas d'Haplophthalmus danicus B. L.* (Pl. IV, fig. 6*b*, 6*c*). — L'apophyse génitale de cette forme est triangulaire et coaptée par juxtaposition avec la face interne des endopodites 1 dans la majeure partie de sa course. Peu avant la pointe la section transversale de l'apophyse présente la forme d'un champignon renversé dont le chapeau recouvre la face ventrale des endopodites 1, tandis que la concavité latérale du pied correspond à la face interne convexe des endopodites.

3. — *Coaptation apophyse génitale-endopodites I chez les* Oniscoïdea *supérieurs.*

a) *Description de la coaptation chez Deto echinata Guérin.* — L'apophyse génitale se présente sous la forme d'une languette dont seule la moitié proximale est visible lorsqu'on regarde l'animal par la face ventrale. La moitié distale est cachée par les endopodites 1. La face ventrale de la moitié proximale est plane et a la forme d'un fer de lance. Les faces latérales de l'apophyse sont couvertes de petites épines dont la pointe est dirigée vers l'avant. Ces épines sont surtout abondantes sur la partie distale de l'organe.

Les endopodites I ont la forme de stylets à lame courbe dont la pointe est dirigée vers l'extérieur. Chaque endopodite présente du côté interne *une lamelle mince débordant largement la partie globuleuse de l'article du côté ventral.* Sur la face dorsale court une gouttière qui part de la moitié de l'article et aboutit à l'extrême pointe. Cette gouttière est bordée du côté interne par une crête le long de laquelle sont plantés des paquets de soies agglutinées par leur pointe. Ces paquets de soies disposés en dents de scie correspondent à la « Führungssäge » de Verhoeff.

Examen des coupes transversales sériées (Pl. VI, fig. 1*a* et 1*b*). — L'aspect de la coupe transversale de l'apophyse génitale varie suivant le niveau : triangulaire isocèle dans sa partie proximale — la base ventrale — la section devient trapézoïdale dans la partie moyenne pour finalement présenter une forme triangulaire isocèle, mais à base dorsale, dans la partie distale. La surface de l'apophyse visible ventralement présente en coupe une chitine épaissie. Je désignerai sous le nom de *bouclier* cette formation, et sous le nom de *corps* de l'apophyse génitale la partie tubulaire dorsale qui contient les canaux déférents. Chez *Deto* le bouclier se termine en pointe au niveau de la moitié de l'apophyse. La moitié distale de cette dernière, au delà de l'extrémité du bouclier, est cachée ventralement par les lamelles latérales des endopodites 1.

A tous les niveaux les faces latérales du corps de l'apophyse sont étroitement appliquées contre la face interne des endopodites 1. Ainsi dans la partie proximale l'apophyse est enfoncée à la façon d'un coin entre les endopodites dont la face interne est taillée en biseau (fig. 4*b*).

L'aspect des coupes à ce niveau est identique à celui que nous avons observé chez les *Trichoniscidæ*.

Nous sommes en présence d'une coaptation rudimentaire par simple *juxtaposition* des trois organes.

b) *Cas de Scyphax ornatus Dana.* — L'apophyse génitale a, comme chez *Deto*, la forme d'une languette présentant ventralement *un bouclier à pointe arrondie*. Ce bouclier s'étend nettement plus loin en arrière que chez *Deto*, environ jusqu'aux deux tiers de l'apophyse. La partie distale de l'apophyse est recouverte par les endopodites 1. Elle se termine par un apex bilobé (Pl. V, fig. 2*a*). Les endopodites 1 ont la forme de stylets à lame rectiligne taillée en biseau du côté interne à leur extrémité. Dans leur moitié distale ils présentent du côté interne une *expansion lamelleuse ventrale* dont la partie proximale recouvre la pointe de l'apophyse génitale. Sur leur face dorsale court une gouttière protégée, comme chez *Deto*, par une crête mais cette dernière est dépourvue de paquets de soies agglutinées (Pl. V, fig. 2*b*).

Les basipodites émettent, du côté ventral, une saillie arrondie. Ces deux saillies symétriques s'affrontent de part et d'autre du plan médio-ventral du pléon et recouvrent en partie la base de l'apophyse génitale.

Aspect des coupes transversales. — L'apophyse génitale présente dans sa partie proximale une forme globuleuse. A ce niveau chaque basipodite offre du côté interne un évidement semi-circulaire délimité ventralement par la saillie précédemment signalée et dorsalement par une saillie analogue.

L'apophyse génitale est encastrée entre les deux articles, dans une cavité à demi fermée dont les contours épousent grossièrement sa forme (fig. 5*b*).

Au niveau des endopodites le bouclier de l'apophyse génitale émerge et recouvre le bord de la face ventrale des endopodites, tandis que le corps de l'apophyse est étroitement appliqué contre la face interne de ces mêmes articles. Du côté dorsal l'apophyse génitale s'appuie contre deux saillies symétriques des endopodites qui ne sont que les prolongements de la lamelle dorsale des basipodites (fig. 5*a*). Tandis que ces dernières s'effacent dans les coupes plus distales apparaissent les lamelles ventrales des endopodites recouvertes par les bords du bouclier (Pl. VI, fig. 2*a*, 2*b*). A la base des lamelles se trouve une sorte de *cran d'arrêt* contre

lequel vient buter le bord du bouclier. Cependant, lorsque celui-ci s'efface ce « cran d'arrêt » subsiste. Au delà de la pointe du bouclier l'apophyse reprend une forme globuleuse et est de nouveau encastrée dans une cavité à demi fermée dorsalement et ventralement par des lamelles analogues à celles des basipodites (fig. 7*b*).

Chez cette espèce est réalisé un *emboîtement perfectionné des trois organes* rappelant, à la base de l'apophyse génitale et à son extrémité, ce que nous avons observé chez *Titanethes*, et dans la partie médiane ce que nous avons vu chez *Alpioniscus*.

Cependant chez *Scyphax les prolongements lamelleux latéraux des endopodites, antagonistes des rebords du bouclier de l'apophyse, assurent une liaison plus intime des trois organes.*

c) *Cas d'Armadilloniscus candidus B. L.* — L'apophyse génitale présente la forme d'une languette dont les deux tiers antérieurs sont recouverts par un *bouclier elliptique* terminé par une pointe aiguë (Pl. V, fig. 3*a*). Le tiers distal, qui représente le prolongement du corps de l'apophyse, est caché sous les endopodites. Les endopodites 1 sont en forme de stylets à lame courbe. Ils présentent du côté interne une *expansion lamelleuse* analogue à celle de *Deto* ou *Scyphax* qui recouvre ventralement l'extrémité du corps de l'apophyse génitale. La gouttière dorsale ne présente pas de paquets de soies agglutinées (Pl. V, fig. 3*b*).

Aspect des coupes transversales. — Dans sa partie proximale l'apophyse a une section triangulaire isocèle. Elle est enfoncée comme un coin entre les basipodites 1 dont la face interne est taillée en biseau (Pl. VI, fig. 3*a*). Au niveau des endopodites, grâce à la présence du bouclier, l'apophyse présente une section en forme de champignon renversé. Les bords du bouclier font saillie sur la face ventrale des endopodites et butent contre un « cran d'arrêt » analogue à celui de *Scyphax* (Pl. VI, fig. 3*b*).

Le corps de l'apophyse, globuleux, est encastré dans une cavité creusée dans la face interne des endopodites. Il est relié au bouclier par un col étroit contre lequel viennent s'appliquer les lamelles latérales des endopodites. Ces lamelles latérales sont ainsi serrées entre le bouclier et la partie renflée du corps de l'apophyse génitale.

Au delà de la pointe du bouclier le corps de l'apophyse a une section globuleuse et est étroitement enchâssé dans une cavité fermée ventralement, par suite de l'emboîtement des deux lamelles

latérales, et également du côté dorsal, par suite de l'accolement de deux saillies dorsales symétriques des endopodites (fig. 7*c*).

Chez cette espèce est réalisé un emboîtement encore plus étroit que chez Scyphax *mais répondant simplement à un plus grand développement des mêmes formations : bouclier et corps de l'apophyse d'une part, lamelles latérales des endopodites 1 d'autre part.*

d) *Description de la coaptation chez Porcellio dilatatus (Brandt).* — α. *Examen des organes in toto.* — L'apophyse génitale se compose, comme chez les *Scyphacidæ*, de deux parties : dorsalement *le corps de l'apophyse*, globuleux, contenant les canaux déférents et ventralement *le bouclier*, aplati et à chitine épaisse (Pl. VI, fig. 4*a*).

Le corps de l'apophyse, de forme grossièrement parallélipipédique se termine par une mince lamelle en forme de spatule (« Zunge » de Verhoeff 1936) dont les bords sont ornés de petites soies crochues. Vers l'extrémité distale les flancs de l'apopyse sont parsemés de petites épines orientées dorso-ventralement.

Le bouclier affecte une forme de fer de lance et se termine en pointe (« Spitzwulst » de Verhoeff, *ibid*). Il recouvre la majeure partie du corps de l'apophyse, ne laissant dépasser que la spatule terminale. Son extrémité est en contre-bas de cette dernière. Entre ces deux formations débouchent latéralement et de chaque côté les canaux déférents restés distincts sur tout leur trajet à l'intérieur du corps de l'apophyse génitale.

L'apophyse génitale présente sur toute sa longueur une section en forme de champignon renversé, dont le chapeau correspond au bouclier et le pied au corps de l'apophyse. Les bords du chapeau s'enroulent fortement vers l'intérieur et vers le haut, délimitant ainsi une sorte de gouttière (fig. 1).

L'endopodite 1 comprend deux parties nettement distinctes : une partie proximale large et aplatie renfermant une grosse masse de muscles, et une partie distale en forme de stylet à pointe dirigée vers l'extérieur. Le long du bord externe de ce stylet, du côté dorsal, s'étend jusqu'à l'extrême pointe une gouttière comprise entre une sorte de moulure de section semi-circulaire et une crête plantée de soies agglutinées en paquets. Ces paquets figurent assez bien par leur alignement et leur forme les dents d'une scie (« Führungssäge » de Verhoeff) (Pl. V, fig. 4*b*).

L'endopodite émet du côté interne *une lamelle* qui prend nais-

sance peu après l'insertion de l'article sur le basipodite et qui va en s'élargissant vers l'arrière. Cette lamelle se raccorde obliquement avec la base du stylet (Pl. V, fig. 4*b*, *lv*). Son bord interne s'enroule vers le bas, délimitant une gouttière ouverte du côté ventral. Cette gouttière est accentuée du côté externe par la présence d'une crête qui court tout le long de l'insertion de la lamelle latérale. La section transversale de l'endopodite affecte du côté

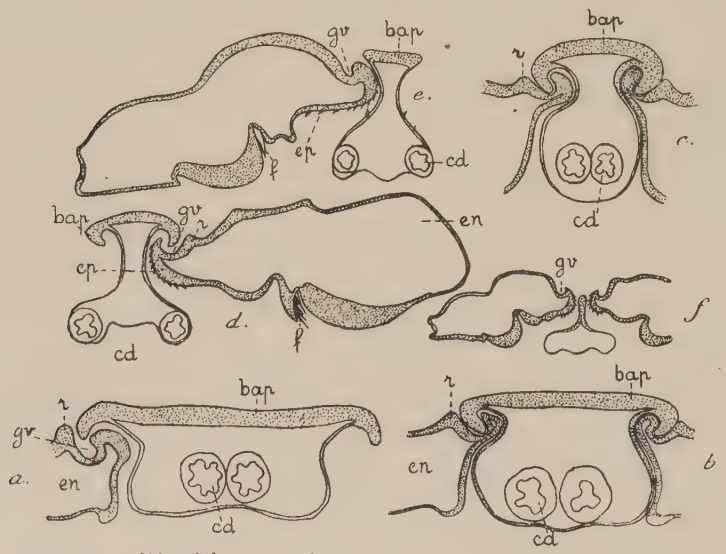


Fig. 1. — *Porcellio dilatatus.* Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 (coupes transversales). *bap* : bouclier de l'apophyse génitale · *ep* : épines d'engrenage ; *en* : endopodites 1 ; *r* : redent ventral ; *gv* : gouttière ventrale ; *de* : dents d'accrochage ; *cd* : canaux déférents ; F : Führungssäge de Verhoeff (× 96).

interne la forme d'un condyle articulaire entaillé à sa base, du côté ventral, par une encoche surplombée elle-même du côté externe par une dent chitineuse (fig. 1).

Sur la plus grande partie de sa longueur la lamelle latérale a une surface lisse. *Vers son extrémité elle est plantée de petites dents à pointe dirigée vers le haut.*

β. *Coupes transversales.* — Une série de coupes transversales pratiquées d'un bout à l'autre de l'ensemble des trois organes montre : dans la partie basale, l'apophyse génitale de forme triangulaire est serrée entre les deux basipodites. Sa surface externe

prolonge la surface ventrale des deux articles tandis que ses faces latérales sont étroitement appliquées contre la face interne des basipodites. Nous sommes en présence d'une coaptation par simple *juxtaposition*.

Puis le bouclier prend naissance et ses bords reposent simplement sur la surface ventrale des basipodites. Il y a là un *début d'emboîtement des trois organes*. Au niveau de l'articulation basipodite-endopodite l'endopodite présente une encoche où se loge le rebord du bouclier qui s'incurve progressivement du côté dorsal. Cette encoche, qui va en s'approfondissant dans les coupes plus distales, délimite du côté interne la lamelle latérale de l'endopodite qui se trouve serrée entre la surface dorsale du bouclier et le corps renflé de l'apophyse. Le bord du bouclier, recourbé en crochet, est lui-même serré entre la lamelle latérale et la dent chitineuse ventrale.

Nous sommes en présence d'une coaptation plus perfectionnée pour laquelle on peut vraiment parler d'*engrenage des trois organes* (fig. 1*a*). D'abord rectiligne le bord interne de la lamelle latérale s'incurve peu à peu ; en même temps que le rebord du bouclier, mais en sens inverse, pour prendre finalement l'aspect d'un crochet fortement recourbé. A ce niveau la lamelle, dont la section offre l'aspect d'un condyle, est étroitement enchâssée dans la gouttière décrite plus haut et la tête de ce condyle est beaucoup plus large que le pédicule qui la relie au reste de l'endopodite. Les trois organes ne peuvent plus se séparer. Nous sommes en présence d'une *coaptation par assemblage* (fig. 1*b*, 1*c*). Peu avant la pointe du bouclier les deux crochets emboîtés l'un dans l'autre s'ouvrent progressivement. Le rebord du bouclier est simplement engrené dans la partie terminale de la gouttière de l'endopodite. Il y a là de nouveau *coaptation par engrenage* (fig. 1*d*).

A ce niveau la surface externe de la lamelle est couverte de petites dents dont la pointe est dirigée du côté dorsal. Ces dents ont pour antagonistes de petites épines, peu nombreuses, plantées sur les flancs du corps de l'apophyse et orientées en sens inverse. Ce mode de coaptation avec dents d'engrenage est analogue à celui qu'on observe chez de nombreux insectes (Corset 1931) (fig. 1*d*, *e*, *f*).

Au delà de la pointe de l'apophyse génitale la lamelle latérale de l'endopodite est toujours visible et présente un rudiment d'encoche

qui disparaît rapidement. La lamelle offre alors l'aspect d'un condyle rectiligne prolongeant la surface ventrale de l'endopodite, puis disparaît à la base du stylet qui termine l'endopodite. Il est remarquable que *les dents d'engrenage persistent sur le bord externe du condyle rectiligne, à un endroit où la coaptation n'existe plus* (fig. 1*f*).

Au niveau de la partie la plus large de l'apophyse le bouclier coiffe simplement le corps de l'apophyse grossièrement parallélipipédique. A ce niveau les lamelles latérales sont rabattues perpendiculairement à la face ventrale des endopodites.

Quand on se rapproche de la pointe de l'apophyse le bouclier se sépare du corps par suite d'un étranglement de la partie ventrale de ce dernier. Il se dessine une sorte de col serré entre les deux lamelles latérales symétriques (fig. 1*d*, *e*, *f*). Celles-ci sont alors dans le prolongement de la surface tergale des endopodites. Le col va en s'allongeant jusqu'à la pointe du bouclier. Un peu avant cette pointe les flancs du corps de l'apophyse ne sont plus appliqués contre la face interne des endopodites : un vide subsiste du côté dorsal entre les deux organes. Ce niveau correspond à la naissance de la gouttière dorsale de l'endopodite, comprise entre un renflement à chitine très épaisse et un redent coiffé de soies agglutinées par leur pointe (fig. 1*d*, *e*). Les canaux déférents ne débouchent d'ailleurs pas au niveau de la naissance de cette gouttière mais nettement plus loin, au delà de l'extrémité du bouclier. Celui-ci disparu, le col qui le reliait au corps de l'apophyse subsiste un certain temps en diminuant de longueur (fig. 1*f*) pour finalement n'être plus qu'une simple saillie à la surface d'une mince lamelle. Saillie et lamelle correspondent respectivement au « Spitzwulst » de Verhoeff et à la spatule terminale (« Zunge »).

e) *Variation de la coaptation chez les diverses familles des Oniscoidea supérieurs.* — L'étude des familles des *Oniscidæ*, *Porcellionidæ*, *Armadillidiidæ*, *Eubelidæ*, *Armadillidæ* montre combien cet ensemble est homogène : on n'y enregistre à propos de cette coaptation que des modifications de détail concernant : *la fermete de la coaptation*, *les dents d'engrenage*, *la forme des lamelles latérales des endopodites et la forme du corps de l'apophyse génitale.*

α. *Variations dans la fermeté de la coaptation.* — Dans toute la série précédemment citée des *Oniscoïdea* supérieurs on

observe, de la base de l'apophyse à son extrémité, l'existence des quatre zones décrites chez *Porcellio*. Ces zones correspondent à des degrés variables dans la fermeté de la coaptation.

L'étendue de ces zones, chez un *Porcellio dilatatus* adulte, est la suivante : coaptation par juxtaposition et coaptation par emboîtement (sans différenciation de l'endopodite) environ 1/3 de la longueur de l'apophyse génitale, coaptation par engrenage 1/6, coaptation par assemblage 1/3, coaptation par engrenage (zone distale) 1/6. L'étendue respective de ces zones varie légèrement chez les *Oniscidæ* inférieurs, chez qui la zone de coaptation par assemblage est sensiblement plus courte : 1/5 de la longueur de l'apophyse chez *Chætophiloscia*, 1/4 chez *Halophiloscia*. Il en résulte une moins grande fermeté dans l'union des trois organes. Après un séjour assez court dans l'alcool, qui à l'opposé de ce qu'affirme Arcangeli (1930), *relâche l'union des organes*, il devient très facile de rompre cette union. Chez les *Oniscidæ* supérieurs (*Oniscus asellus* L.), les *Porcellionidæ*, *Armadillidiidæ*, *Eubelidæ* et *Armadillidæ*, les trois organes adhèrent encore fortement l'un à l'autre après un séjour plus ou moins prolongé dans l'alcool. Sur le vivant il est difficile dans l'un et l'autre groupe de séparer ces trois organes. Très souvent la séparation entraîne une déchirure de la lamelle latérale des endopodites.

β. *Dents d'engrenage*. — Ces formations qui recouvrent la surface externe de la lamelle latérale de part et d'autre de l'extrémité de l'apophyse génitale *sont absentes d'une façon générale chez les formes primitives*.

Ainsi les *Oniscidæ* primitifs appartenant aux genres *Halophiloscia* Verhoeff (Pl. VI, fig. 4*a*), *Chætophiloscia* Verhoeff (Pl. VI, fig. 5), *Philoscia* Latreille n'en présentent pas. Par contre le genre *Oniscus* est identique à *Porcellio* au point de vue de ce caractère.

Dans la famille des *Porcellionidæ* le genre *Eoporcellio*, seul genre primitif que j'ai pu examiner, n'en présente pas. Ces dents d'engrenage sont par contre bien développées chez *Metoponorthus s. tr.* Verhoeff, *Orthometopon* Verh., *Porcellio s. tr.* Verh., *Protracheoniscus* Verh., *Tracheoniscus* Verh., *Cylisticus* B. L. Cependant le genre *Platyarthrus* Brdt n'en présente pas : s'agit-il là d'un caractère primitif ou d'une disparition consécutive à la réduction de taille? Les *Armadillidiidæ* en sont bien pourvus (Pl. VI, fig. 8).

Parmi les *Eubelidæ*, *Peryscyphis convexus* B. L. que j'ai pu examiner n'en présente pas, de même que *Sphærobathytropa ribauti* Verh. S'agit-il dans ce dernier cas d'un caractère primitif ou d'une disparition due à la petitesse de la forme ?

Enfin *Armadillo officinalis* Desmaret, seul *Armadillidæ* que j'ai pu examiner, en est pourvu.

Les épines plantées sur les flancs de l'apophyse et sur la face ventrale de la spatule terminale ne peuvent pas être considérées comme des formations spécifiquement antagonistes de ces dents d'engrenage. D'une part elles existent sur la face ventrale et le bord de la spatule chez les genres qui ne présentent pas de dents d'engrenage (*Halophiloscia*, *Chætophiloscia*, *Philoscia*), d'autre part elles sont rares ou absentes à de nombreux niveaux en face des dents d'engrenage (la plupart des *Porcellionidæ*, *Armadillo officinalis*).

Il existe cependant des espèces où ces deux formations sont parfaitement correspondantes : *Cylisticus convexus* B. L. (à certains nivaux seulement), *Hemilepistus reaumurii* B. L. *(idem)* et surtout chez les *Armadillidiidæ*, *Armadillidium (Pseudosphærium) nasatum* B. L., *Armadillidium vulgare* Latreille (Pl. VI, fig. 8), *Eluma purpurascens* B. L.

γ. *Variations dans la forme des lamelles latérales et du corps de l'apophyse génitale.* — Chez la plupart des Oniscoïdes supérieurs le corps de l'apophyse est relié au bouclier, dans la partie terminale de celui-ci, par un col étroit et assez court. La lamelle latérale de chaque endopodite est coincée entre le bouclier et le corps de l'apophyse. Sa surface interne s'appuie sur toute la surface du col de l'apophyse. Le col étant assez court la lamelle latérale est peu épaisse et prolonge l'amincissement graduel de l'endopodite du côté interne.

Le bord recourbé du bouclier pénètre dans une encoche bordée par deux saillies dont la plus interne correspondant à la lamelle latérale est bien développée. Chez les *Oniscidæ* inférieurs : *Halophiloscia* (Pl. VI, fig. 4*a*), *Chætophiloscia* (Pl. VI, fig. 5), *Philoscia*, le col de l'apophyse est très long. Parallèlement la lamelle latérale de l'endopodite est épaisse. La partie interne de cet article ne présente pas cet amincissement graduel observé chez *Porcellio dilatatus* par exemple (fig. 1).

Le bord recourbé du bouclier pénètre dans une encoche située

entre deux saillies égales dont l'interne, correspondant à la lamelle latérale, est beaucoup moins développée que chez les *Oniscidæ* supérieurs *(Oniscus)* et les autres *Oniscoïdea* supérieurs.

A l'inverse de ces formes inférieures, chez *Armadillo officinalis* le col est très court et le corps de l'apophyse particulièrement renflé : parallèlement la lamelle latérale de l'endopodite est mince et allongée (Pl. VI, fig. 9*a*, *b*, *c*).

Pour clore cette étude des variations de détails signalons que chez *Chætophiloscia elongata* Dollfus chaque basipodite 1 présente du côté ventral une expansion semi-circulaire qui affronte l'expansion du basipodite symétrique de part et d'autre du plan médio-ventral. A ce niveau l'apophyse génitale est encastrée dans les deux articles d'une façon analogue à celle que nous avons observée chez *Scyphax*.

4. — *Conclusion de l'étude anatomique.*

a) *Oniscoïdea supérieurs*. — De tous les auteurs qui ont étudié jusqu'ici l'appareil copulateur des *Oniscoïdea* supérieurs, seul Friedrich a observé la structure exacte de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 sauf en ce qui concerne l'assemblage des trois organes et la présence de dents d'engrenage.

L'étude d'Arcangeli constitue une régression marquée vis-à-vis de celle de son prédécesseur. La figure donnée par Arcangeli se rapporte à une coupe de la région proximale de l'ensemble apophyse-endopodites 1, caractérisée, comme nous l'avons vu, par un emboîtement lâche des trois organes sans différenciation spéciale des endopodites (Pl. VI, fig. 7).

Verhoeff a manifestement négligé l'étude des coupes transversales sériées car la figure qu'il donne de la coaptation n'est qu'un schéma très différent de la réalité (Pl. VI, fig. 6).

En généralisant cette structure à l'ensemble des *Oniscoïdea* supérieurs, Verhoeff a également négligé d'étudier les formes inférieures telles que *Deto*, *Scyphax* et *Armadilloniscus*.

La structure primitive de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 qui caractérise ces genres est une justification de plus à la validité de la famille des *Scyphacidæ*, repoussée par Verhoeff (1939) mais maintenue à juste titre par Vandel (1943).

Les *Oniscidæ* inférieurs : *Halophiloscia*, *Chætophiloscia*, *Philos-*

cia tranchent d'autre part assez nettement sur le reste des *Oniscoïdea* supérieurs (*Oniscidæ* supérieurs, *Porcellionidæ*, *Armadillidiidæ*, *Eubelidæ*, *Armadillidæ*) par le manque de fermeté de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1. Cependant l'opposition entre *Oniscidæ* inférieurs et supérieurs est moins nette qu'entre *Scyphacidæ* et *Oniscidæ* inférieurs. La coaptation apophyse génitale-endopodites 1 présente ainsi chez les *Oniscoïdea* supérieurs une évolution marquée, dans le sens d'un perfectionnement de la liaison des trois organes, quand on parcourt la série des formes actuelles depuis les *Scyphacidæ* inférieurs *(Deto)* jusqu'aux termes les plus évolués : *Armadillidiidæ* et *Armadillidæ*.

Une première étape de cette évolution est marquée par un développement brusque du bouclier de l'apophyse génitale, déjà présent chez *Deto* mais peu distinct du corps de l'apophyse. Ce développement, observé chez *Scyphax* et *Armadilloniscus*, s'opère à la fois en largeur et en longueur d'avant en arrière. Parallèlement on assiste à une extension vers l'avant des lamelles latérales, déjà présentes chez *Deto* dans la partie distale des endopodites, au delà du bouclier, et persistant d'ailleurs chez *Scyphax* et *Armadilloniscus* au delà du bouclier.

C'est la coexistence au même niveau de ces lamelles latérales et d'un bouclier bien développé qui entraîne ce premier perfectionnement dans la liaison des trois organes.

Une deuxième étape de l'évolution est marquée, quand on passe des *Scyphacidæ* évolués *(Armadilloniscus)* aux *Oniscidæ* inférieurs, par une extension maxima du bouclier de l'apophyse qui recouvre entièrement le corps de l'apophyse ne laissant dépasser que la spatule terminale, et par l'enroulement des bords de ce bouclier. Parallèlement l'extension vers l'avant des lamelles latérales des endopodites, déjà commencée chez *Scyphax*, accentuée chez *Armadilloniscus*, se poursuit tandis que disparaît la partie terminale de ces formations au delà de la pointe du bouclier : *de plus en plus les deux formations correspondantes, bouclier de l'apophyse et lamelles latérales des endopodites, coexistent à tous les niveaux.*

L'enroulement des bords du bouclier coïncide également avec un enroulement en sens inverse des lamelles latérales.

Une troisième étape de l'évolution est marquée, quand on passe des *Oniscidæ* inférieurs aux *Oniscidæ* supérieurs, par un raccour-

cissement du col de l'apophyse génitale parallèle à un développement plus grand des lamelles latérales et à l'apparition de dents d'engrenage dans la partie terminale de ces dernières.

Enfin on peut considérer comme une dernière étape de l'évolution la coexistence au même niveau des dents d'engrenage des lamelles latérales et des épines orientées en sens inverse plantées sur les flancs de l'apophyse génitale (*Porcellionidæ* supérieurs, *Armadillidiidæ*).

b) *Trichoniscidæ*. — L'étude des *Trichoniscidæ* nous a permis de corriger deux erreurs qui ont pour point de départ une étude insuffisante de Verhoeff sur l'appareil copulateur de ces formes. La première a trait à la position relative des endopodites 1 et de l'apophyse. *Cette dernière n'est jamais cachée sous les endopodites* (sauf partiellement dans de rares cas : *Titanethes*), elle est parfaitement visible ventralement.

La deuxième erreur de Verhoeff a trait à l'union des trois organes : *chez tous les* Trichoniscidæ *existe une coaptation entre l'apophyse génitale et les endopodites 1*, coaptation généralement lâche mais parfois assez perfectionnée (*Titanethes*, *Androniscus*).

Il paraît difficile de tracer chez les *Trichoniscidæ* un schéma évolutif comparable à celui qui apparaît d'une façon nette chez les *Oniscoïdea* supérieurs. Il est possible que l'apophyse génitale triangulaire coaptée par juxtaposition avec la face interne des endopodites soit la forme fondamentale.

On peut faire dériver de cette coaptation primitive l'emboîtement de l'apophyse par les endopodites 1 tel qu'il se présente chez *Hyloniscus* et *Titanethes* et qu'on retrouve d'ailleurs dans la série parallèle des *Scyphacidæ*. *Dans ce cas les endopodites sont seuls modifiés et présentent des expansions lamelleuses latérales comparables aux lamelles latérales des Oniscoïdea supérieurs.* On peut également faire dériver une deuxième série de formes comprenant *Alpioniscus*, *Androniscus*, *Haplophthalmus*. *Dans ce cas l'apophyse génitale est seule modifiée et présente une formation ventrale comparable au bouclier de l'apophyse des Oniscoïdea supérieurs.* Ces deux formations : *bouclier de l'apophyse génitale et lamelles latérales des endopodites qui paraissent se correspondre chez les Oniscoïdea supérieurs ne coexistent chez aucun genre des Trichoniscidæ.* Lorsqu'on tente d'établir un lien entre la perfection de la coaptation et la position systématique des

différents genres établie d'après d'autres caractères tels que la forme des stylets copulateurs, on est frappé du manque de correspondance : c'est ainsi qu'*Alpioniscus* genre très archaïque (Vandel 1943) présente une apophyse génitale à bouclier, permettant une coaptation par emboîtement. Cette formation est absente chez des genres évolués tels qu'*Oritoniscus*, *Trichoniscoïdes*, *Trichoniscus*. Par contre elle reparaît chez *Androniscus*, genre très évolué mais à position systématique incertaine, et partiellement chez *Haplophthalmus* également très évolué. Tout se passe comme si le caractère : présence d'un bouclier sur la face ventrale de l'apophyse génitale était apparu sporadiquement chez les *Trichoniscidæ*. De même les lamelles latérales de l'endopodite de *Titanethes* et le disque denté sur la face dorsale de l'apophyse d'*Androniscus* ont bien la valeur d'apparitions brusques, impossibles à rattacher à une évolution lente des endopodites 1 ou de l'apophyse génitale des *Trichoniscidæ*. Il est également très suggestif de remarquer que ces formations, sauf le disque denté, sont également apparues sans lien phylogénique possible dans la série parallèle des *Oniscoïdea* supérieurs.

c) *Nomenclature des superfamilles.* — Malgré la nature assez primitive de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 observée chez les *Trichoniscidæ*, le terme d'*Embolophora* donné par Verhoeff aux *Oniscoïdea* supérieurs pour rappeler la coaptation, connue uniquement chez ces formes, n'est donc pas spécifique.

La nomenclature des deux superfamilles des *Euoniscoïdea* (Vandel 1943), *Endophora* et *Embolophora*, reposait donc sur deux erreurs et méritait d'être changée. Le caractère qui me paraît le plus apte à différencier ces deux séries parallèles de formes est la soudure des canaux déférents, générale chez les *Trichoniscidæ*, opposée à l'individualité de ces deux canaux chez les *Oniscoïdea* supérieurs. Je propose donc pour les *Trichoniscidæ* (et il est probable que les *Buddelundiellidæ* se rattachent au même type) le terme de *Synocheta* (σὺν et ὀχετός = canal interne du corps, terme anatomique) et pour les *Oniscoïdea* supérieurs le terme de *Crinocheta* (χρί préfixe indiquant la séparation).

II. — Mode de fonctionnement de la coaptation.

Il est indispensable pour comprendre le mode de fonctionnement de cette coaptation de connaître le rôle joué par les différents organes copulateurs.

1. — *Rôle des différents organes copulateurs.*

a) *Travaux antérieurs.* — J. Schöbl (1860, pp. 320-325) chez *Platyarthrus* et M. Weber (1881, pp. 624-633) chez les *Trichoniscidæ* ont conclu que les véritables organes copulateurs, servant à l'intromission du sperme dans les ouvertures génitales femelles, sont les endopodites de la deuxième paire de pléopodes. Quant aux endopodites de la première paire : Schöbl les nomme *Organa ejaculatoria seminis* et leur donne pour fonction de vider l'apophyse génitale qu'il considère comme une vésicule séminale (« Samenbläschen »). Weber les nomme « Samenleiter » et leur donne pour fonction de transporter passivement le sperme de l'apophyse génitale, qu'il considère comme une simple enveloppe de la partie distale des canaux déférents, jusqu'aux endopodites 2. Friedrich (1883, pp. 460-463) tout en reconnaissant la structure exacte de l'apophyse génitale revient sur l'interprétation de Schöbl en faisant jouer aux endopodites 1 à la fois un rôle de compression de l'apophyse génitale, facilitant indirectement par leurs battements la sortie du sperme, et un rôle de conduction du sperme au sortir de l'apophyse génitale. Cet auteur a observé que les orifices des canaux déférents sont situés au niveau de la gouttière dorsale des endopodites, si bien que le sperme passe dans celle-ci, guidé par une mèche de cils située sur les endopodites au niveau de l'ouverture des canaux déférents.

A. Vandel (1925, p. 361) confirme l'opinion de Schöbl et Weber au sujet des endopodites 2 en disant : « On trouve d'ailleurs parfois — comme l'a constaté B. Nemec (1896, p. 38-39), et comme je l'ai observé moi-même chez un individu de *Trichoniscus (Spiloniscus) provisorius* — l'extrémité brisée de ces organes dans les conduits génitaux femelles. Quant aux endopodites des premiers pléopodes ils servent simplement — quand ils sont modifiés — à faire passer plus ou moins passivement le sperme du pénis (l'apophyse génitale) aux pléopodes de la seconde paire ».

A. Arcangeli déclare (1930, résumé en français p. 156) : « Cet appendice (l'apophyse génitale) n'exécute aucun mouvement pendant l'accouplement ... il joue seulement le rôle d'acheminer le sperme qui suit deux voies différentes, constituées par des sillons des articles des pléopodes de la 1re et 2e paire. Pendant l'accouplement les pléopodes des deux premières paires de pattes exécutent un mouvement de rotation en avant autour d'un axe qui pour chaque couple de chaque côté est oblique à l'axe médian du corps, rotation qui porte l'apex de l'article (dans le sillon duquel s'écoule le sperme provenant du conduit éjaculateur du côté respectif) au niveau de l'ouverture génitale, car l'apex vient d'être éloigné du plan médian du corps. Les pièces paires de l'appareil copulateur fonctionnent indépendamment (mais contemporanément) ... chez les Onisciens c'est l'endopodite de la première paire de pléopodes qui par sa conformation et position pénètre dans l'ouverture génitale femelle ».

K. W. Verhoeff (1936, p. 84-85) approuve l'opinion d'Arcangeli et pense que l'extrémité fine et pointue des endopodites 2 jouent, lors de la copulation, le rôle stimulant comme les organes analogues de nombreux Diplopodes, par exemple, le flagelle des *Iulidæ*. Au sujet de la copulation des *Trichoniscidæ*, Verhoeff déplore une lacune sensible de nos connaissances. Quant à l'immobilité de l'apophyse génitale lors de l'accouplement, Verhoeff semble en douter puisqu'il fait suivre la phrase d'Arcangeli d'un ?, mais sans insister sur ce point, sauf peut-être quand il parle de l'engrenage des endopodites 1 et de l'apophyse génitale *à la position de repos*, ce qui laisse supposer qu'ils ne sont pas engrenés à l'état fonctionnel.

b) *Recherches personnelles.* — *α. Oniscoïdes supérieurs.* — Il paraît certain que l'endopodite 1, à cause de la forme massive de son extrémité ne doit pas servir d'organe copulateur proprement dit, c'est-à-dire permettant l'introduction du sperme dans les orifices génitaux femelles. Sa pointe, en plus de son diamètre trop grand vis-à-vis de la finesse des orifices femelles, est encore élargie par la présence d'épines diversement orientées.

Son rôle devrait se borner à déposer le sperme à la surface de l'orifice femelle. Mais l'accomplissement de cette fonction suppose que chacun des endopodites 1 puisse s'écarter du plan médian, comme l'a imaginé Arcangeli, en même temps qu'il effectue une rotation de 90° autour de l'insertion du basipodite sur le stermite.

Or Arcangeli, et après lui Verhoeff, ont ignoré la nature exacte

de l'union de l'apophyse génitale et des endopodites I. Contrairement à ce qu'affirme ARCANGELI *l'apophyse génitale, fortement unie aux endopodites accompagne ceux-ci dans leur mouvement de rotation et empêche leurs extrémités symétriques de diverger d'une façon notable.*

Les seuls instants dans l'existence d'un Oniscoïde supérieur mâle, pendant lesquels les endopodites 1 seraient capables de se mouvoir sans entraîner l'apophyse génitale, correspondent à la période de 48 heures succédant à la mue, ou les trois organes mous et déformables ne sont pas encore coaptés par assemblage. Il est évident que ces animaux sont à ce moment incapables de s'accoupler. J'ai fait manœuvrer les endopodites 1 et 2 et observé sous le binoculaire leurs mouvements naturels chez de nombreux mâles vivants. J'ai pu constater : d'une part ce n'est pas la rotation qui entraîne l'écartement des pointes des endopodites 1, comme le prétend ARCANGELI, mais la contraction de muscles spéciaux. D'autre part, une fois écartés, les stylets terminaux solidement réunis par leur base grâce à la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 sont loin de diverger d'une façon suffisante pour atteindre et féconder simultanément les deux orifices femelles, comme le déclare ARCANGELI. L'écartement étant maximum, il est de 3 à 4 fois plus petit chez les individus ♂ et ♀ de même taille, que la distance qui sépare les deux orifices femelles situés latéralement au voisinage de l'insertion des péréiopodes 5.

De plus, par suite de la solidarité des basipodites et des endopodites due à leur union avec le même organe (l'articulation basipodite-endopodite est d'ailleurs transformée en soudure), les seuls mouvements possibles se font autour de la charnière basipodite-sternite. Les mouvements latéraux ne peuvent pas être d'une grande amplitude car la coaptation ne rend possibles que des déplacements en bloc des trois organes. Seuls les stylets terminaux peuvent se mouvoir indépendamment et dans toutes les directions mais l'amplitude de leurs mouvements est forcément très restreinte. *En résumé : le manque de finesse de la pointe des endopodites 1, l'impossibilité dans laquelle ils sont de se mouvoir latéralement et la faible divergence des stylets,* suffisent à écarter la conclusion d'ARCANGELI et de VERHOEFF : *les endopodites 1 ne peuvent pas remplir le rôle d'organes copulateurs chez les* Oniscoïdes *supérieurs.*

Si on examine par contre la structure des *endopodites 2* on

constate : 1° *que leur pointe est assez fine pour pénétrer dans les orifices femelles* ; 2° *que ces articles, puissamment musclés sont capables d'effectuer des mouvements de grande amplitude, à la fois d'arrière et d'avant et d'avant en arrière et surtout latéralement.* En effet leur article distal est relié au premier article par une membrane articulaire souple et bien développée et il en est de même de l'articulation du 1er article sur le basipodite. La membrane articulaire qui relie ceux-ci est très développée. J'ai pu constater, sur des animaux observés vivants sous le binoculaire, le jeu de cette membrane se pliant et se déployant alternativement tandis que les endopodites 2 se mouvaient, d'eux-mêmes, dans tous les sens. L'écartement maximum des endopodites 2 est suffisant pour que les deux orifices femelles soient fécondés en même temps. Dès lors comment pouvons-nous nous représenter les différentes phases de l'émission et de la transmission du sperme ? Le sperme sort des orifices latéraux situés à l'extrémité de l'apophyse génitale, probablement sous l'effet de la contraction des muscles des canaux déférents. Sa progression est certainement aidée par la pression des endopodites 1 sur les parois latérales du corps de l'apophyse, notamment lors de la contraction des muscles commandant la rotation des endopodites et la divergence des stylets. Il s'écoule dans la gouttière dorsale des endopodites 1 située vis-à-vis des orifices de l'apophyse et est plus ou moins guidé par la rangée des soies agglutinées bordant cette gouttière. Les endopodites 2 qui ont suivi le mouvement de rotation des endopodites 1 se plaquent contre la surface dorsale de ceux-ci et, grâce à leurs mouvements d'arrière en avant et d'avant en arrière, se frottent le long de la gouttière spermatique. Tout en aidant à la progression du sperme dans celle-ci, à la façon du flagelle des *Iulidæ* comme le pense Verhoeff, ils s'enduisent du sperme qui s'écoule dans la gouttière dont est creusée leur face externe. Il se peut d'ailleurs que le bord externe de cette gouttière pénètre plus ou moins dans la gouttière des endopodites 1 en butant contre la partie proximale de la crête qui abrite la rangée de soie (« Führungssäge » de Verhoeff). Enfin les endopodites 2, enduits de sperme jusqu'à leur pointe s'écartent des endopodites 1 et pénètrent dans les orifices femelles.

β. *Trichoniscidæ*. — Chez les *Trichoniscidæ* la coaptation est susceptible d'entraîner le déplacement simultané de l'apophyse génitale et des endopodites 1 lors de la rotation de ceux-ci : 1° dans le

cas de la présence d'un bouclier bien développé : *Alpioniscus*, *Androniscus*; 2° dans le cas de la présence de lamelles latérales enveloppant l'apophyse : *Titanethes*, *Hyloniscus*. Le contact des trois organes est toutefois lâche et suppose un écartement nul des deux endopodites lors de la rotation, ce qui est difficile à réaliser expérimentalement mais très possible d'après ce que nous avons vu chez les *Oniscoïdea* supérieurs.

Il semble que la transmission du sperme, de l'orifice unique situé à la pointe de l'apophyse aux gouttières des endopodites 1 situées latéralement, soit facilitée par la présence constante chez les *Trichoniscidæ*, d'un bouquet de soies fines et allongées coiffant l'extrémité de l'apophyse. Chez certaines espèces (*Haplophthalminæ*) se trouve vis-à-vis de ce bouquet une touffe de soies analogues plantées sur la surface interne des endopodites 1. Chez *Androniscus dentiger* c'est la partie terminale de chaque endopodite 1, élargie et foliacée, qui flanque latéralement le bouquet de soies de l'apophyse génitale et entre en contact avec lui. Le sperme, glissant le long des soies, s'écoule de chaque côté sur ces expansions foliacées. L'éjaculation du sperme devant se produire très vite lors de l'érection des endopodites 1 et, celui-ci se répandant le long de l'article terminal des endopodites 1, il importe peu que l'union des trois organes soit maintenue ou non pendant toute la durée de la copulation. La transmission du sperme des endopodites 1 aux endopodites 2 doit s'accomplir d'une façon analogue à celle que nous avons vue chez les *Oniscoïdea* supérieurs : Chez les espèces où l'article distal des endopodites 1 est une simple tige ciliée, celle-ci doit se coller facilement le long des endopodites 2 qui sont susceptibles d'accomplir les mêmes mouvements que chez les *Oniscoïdea* supérieurs. Suivant la structure de leur pointe, comme le pense Vandel (1943) les endopodites 2 déposent le sperme sur l'orifice femelle ou pénètrent à l'intérieur.

2. — *Mécanisme de fonctionnement de la coaptation.*

La coaptation apophyse génitale-endopodites 1 assure la transmission du sperme de l'apophyse génitale aux endopodites 1 en maintenant en face l'un de l'autre les orifices des canaux déférents et la naissance de la gouttière spermatique pendant que s'accomplit l'érection des appendices copulateurs.

Il est en effet probable que l'érection de ces appendices précède et provoque l'éjaculation du sperme. Dès lors, si l'apophyse demeurait en place, sur la face ventrale du pléon, comme le pense Arcangeli, alors que les endopodites 1 et 2 accomplissent leur rotation, la transmission du sperme par une apophyse unique deviendrait très difficile et supposerait un sperme très fluide, ce qui n'est pas le cas chez les *Oniscoïdea* pour accomplir un trajet long et livré au hasard avant de parvenir à la pointe des endopodites 2. Chez les *Ligiidæ* où la coaptation n'existe pas, il y a deux apophyses génitales insérées entre les exopodites et les endopodites foliacés de la 1re paire de pléopodes. Lors de l'érection des endopodites 2, seuls différenciés en organes copulateurs, les apophyses génitales se trouvent relevées en même temps que les pléopodes 1 et chacune entre en contact avec la base de l'endopodite 2 correspondant, le sperme étant d'ailleurs probablement guidé par les longues soies qui s'insèrent à la pointe des endopodites 1. Dans le cas d'une apophyse unique, située dans le plan de symétrie du pléon, son contact avec l'un et l'autre des endopodites 2 serait impossible, quant aux endopodites 1, situés lors de leur érection nettement en deçà de la pointe de l'apophyse demeurée en place, leur existence n'aurait aucune signification. Le mécanisme de fonctionnement de la coaptation est d'une netteté parfaite chez *Halophiloscia*, où l'extrémité des canaux déférents, faisant saillie hors de l'extrémité de l'apophyse, s'engage dans la gouttière spermatique des endopodites 1 (Pl. VI, fig. 4 *b*). A l'exception de ce genre vivant au voisinage de la mer, *il semble que l'union des trois organes à leur extrémité, assurant la précision de la transmission du sperme, est d'autant plus étroite que l'animal est adapté à un climat plus sec.* Les dents d'engrenage de la partie terminale des lamelles latérales ont pour antagonistes des pointes acérées qu'on observe principalement sur l'apophyse génitale des *Armadillidiidæ*, formes enroulables s'adaptant à des milieux secs, et chez certains *Porcellionidæ* désertiques tels qu'*Hemilepistus*. Mais ces formations ne sont certainement pas d'une grande nécessité pour assurer le contact. Ce qui joue le plus grand rôle c'est l'ensemble de la coaptation par engrenage et surtout par assemblage chez les *Oniscoïdea* supérieurs.

Le perfectionnement de la coaptation peut-il être considéré comme lié à une adaptation ?

La canalisation du sperme et partant la rapidité et la précision de sa transmission de l'extrémité des canaux déférents à la pointe de l'organe copulateur peuvent être considérées comme nécessaires à des formes vivant dans des milieux secs, où le sperme, déjà peu fluide, peut être soumis à une évaporation qui gênerait sa progression ou même l'arrêterait.

Toujours est-il que les formes les mieux adaptées aux climats secs présentent toutes une coaptation parfaite. L'évolution entière des *Oniscoïdea* est marquée par la conquête de terrains de plus en plus secs, or la coaptation semble évoluer parallèlement à cette adaptation.

Chez les *Trichoniscidæ* où la coaptation est lâche on ne rencontre que des formes vivant dans des milieux humides, hypogés ou épigés. Chez les *Scyphacidæ* tels que *Scyphax* et *Armadilloniscus* où la coaptation est également lâche, il s'agit là de formes submarines et très localisées. Enfin il est un autre argument qui plaide, non en la faveur de cette adaptation, mais en la faveur de l'importance du rôle de la coaptation : le schéma prédédemment décrit, au sujet des différentes phases de la copulation, n'est valable, semble-t-il, que pour les formes où les endopodites 1 et l'apophyse sont emboîtés l'un dans l'autre. Il semble mis en défaut par l'existence d'une simple coaptation par juxtaposition par exemple chez de nombreux *Trichoniscidæ* tels qu'*Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, *Trichoniscoïdes*, *Trichoniscus*, etc..., et chez le genre *Deto* parmi les *Oniscoïdea* supérieurs. Or nous verrons que précisément *chez toutes ces formes la coaptation, trop lâche et incapable d'assurer la solidarité de l'apophyse génitale et des endopodites 1 lors de l'érection de ceux-ci, est doublée par une autre coaptation qui joue exactement le rôle de la coaptation précédente dans son état fonctionnel.*

CHAPITRE II. — COAPTATION D'ACCROCHAGE DES ENDOPODITES 1

Les pléopodes de la 1re paire sont rendus solidaires au voisinage de leur insertion chez de nombreux Oniscoïdes par des dispositions diverses dont certaines, reliant la partie proximale des endopodites symétriques, sont des coaptations typiques. Ces dispositions ana-

tomiques ont échappé à tous les carcinologistes qui ont étudié les Oniscoïdes, faute d'avoir effectué des coupes transversales sériées de ces organes.

Je n'ai observé cette coaptation que chez certaines formes de *Trichoniscidæ* et chez le genre *Deto* parmi les *Crinocheta*, mais l'étude des formes voisines n'a révélé des faits intéressants capables d'éclairer le problème de l'évolution de cette coaptation.

I. — Etude anatomique.

1. — *La coaptation des endopodites I chez les* Trichoniscidæ.

a) *Description de la coaptation chez Oritoniscus flavus* B. L. — Si on prend quelques précautions en prélevant les endopodites 1 chez cette espèce, on constate qu'ils demeurent accolés l'un à

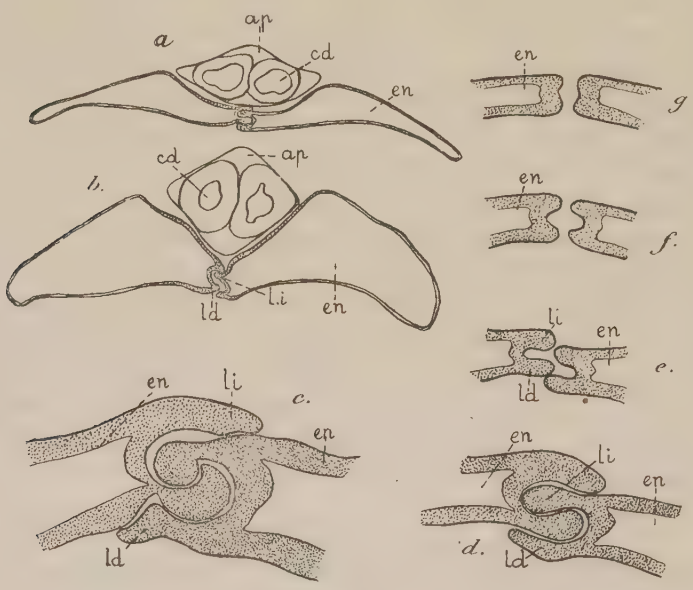


Fig. 2 — *Oritoniscus flavus* B. L. Accrochage des endopodites 1 (Coupes transversales). *ap* : apophyse génitale; *cd* : canaux déférents; *en* : endopodites 1 (article basal); *ld* : lamelle latérale dorsale; *li* : lamelle latérale interne (*a* et *b* : × 190; *c* à *g* : × 900).

l'autre. Si on les sépare à l'aide d'une aiguille on peut observer, le long du bord interne de l'article basal triédrique, l'existence d'une

mince lamelle transparente doublant le bord sur presque toute sa longueur.

Examiné en coupes transversales sériées, l'ensemble des deux articles révèle une coaptation remarquable. *L'angle dorsal interne de chaque endopodite est découpé en deux lobes par une échancrure médiane.* Le lobe dorsal de l'endopodite droit vient s'appliquer étroitement sur la face dorsale du lobe symétrique tandis que celui-ci se loge dans l'échancrure médiane droite. L'échancrure gauche reçoit le lobe ventral droit recouvert du côté ventral par le lobe symétrique. Dans les coupes voisines de l'insertion endopodite-basipodite les lobes sont de simples dents qui s'engrènent sans déformation. Il s'agit là d'une *coaptation par engrenage* (fig. 2*b*). Dans les coupes plus distales les lobes qui pénètrent dans l'échancrure médiane ont l'aspect de crochets à tête plus large que le pédicelle qui les relie à l'endopodite. Il est visible qu'ils ne peuvent plus se dégager. La coaptation est donc définitive dans l'intervalle des mues : il s'agit là d'une *coaptation par assemblage* (fig. 2*c*). Dans les coupes encore plus distales la coaptation redevient une simple *coaptation par engrenage* (fig. 2*d*). Au delà, *les endopodites n'étant plus en contact sont parfaitement symétriques.* L'échancrure médiane persiste sur une très faible longueur (fig. 2*e*, *f*, *g*). A l'extrémité distale ce sont deux angles internes en forme de condyles arrondis qui se font face. Chez certains individus l'engrenage est inversé : c'est le lobe dorsal gauche qui recouvre son symétrique. Corset a décrit le même phénomène d'inversion de la coaptation chez les insectes.

L'examen des coupes intéressant les basipodites montre que dans la partie distale de ces articles existe une coaptation par emboîtement : l'un des basipodites présente un angle dorsal interne arrondi entrant en contact avec une légère dépression de la face interne de son symétrique. Dans les coupes proximales il y a simple juxtaposition de deux surfaces planes.

b) *Genres voisins.* — J'ai retrouvé cette coaptation chez toutes les espèces du genre *Oritoniscus* et également chez *Phymatoniscus* et *Trichoniscoïdes*, genres que Vandel (1943) donne comme les termes les plus évolués d'une première série de *Trichoniscidæ* établie d'après la forme de la première paire de pléopodes des mâles.

c) *Genres primitifs.* — Chez les premiers termes de cette série :

Alpioniscus, *Titanethes*, *Hyloniscus* l'examen des coupes transversales des endopodites 1 révèle un simple antagonisme sans contact des angles dorsaux internes, analogue à celui qu'on observe dans la partie distale des endopodites 1 d'*Oritoniscus*. Chez *Titanethes* cette saillie de l'angle dorsal interne des endopodites qui concourt à l'enveloppement de l'apophyse génitale est le simple prolongement d'une saillie analogue des basipodites.

d) *Genres évolués*. — Chez *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *provisorius* Rac. j'ai retrouvé la même coaptation que chez *Oritoniscus*.

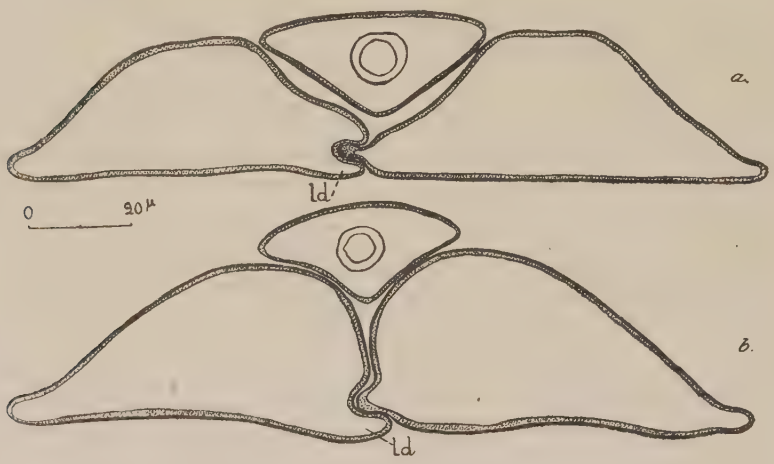


Fig. 3. — Accrochage des endopodites 1 (Coupes transversales). *a*. *Trichoniscus provisorius* Rac; *b*. *Androniscus dentiger* Verh. *ld* : lamelle latérale dorsale.

La zone de coaptation est cependant moins étendue et il s'agit d'un simple engrenage des deux angles dorsaux internes dont un seul présente une échancrure médiane (fig. 3*a*).

Chez *Androniscus dentiger* Verhoeff sur presque toute la longueur du bord interne de l'article basal l'angle dorsal affronte simplement son symétrique sans qu'il y ait contact. Cependant un peu au delà de l'insertion basipodite-endopodite l'angle dorsal de l'un des articles recouvre son symétrique qui pénètre dans une faible encoche située à la base de ce dernier (fig. 3*b*). Il s'agit là d'une amorce de coaptation par engrenage. Au niveau des basipodites il y a simplement juxtaposition de deux surfaces planes.

Chez *Haplophthalmus danicus* B. L. et tous les *Haplophthal-*

minæ les angles internes des endopodites sont simplement juxtaposés sans contact. Par contre les basipodites I sont soudés sur presque toute leur longueur. Il en est de même chez *Miktoniscus* (Pl. III, fig. 6*a*).

2. — *Structure des Pléopodes 1 chez les* Crinocheta.

a) *La coaptation des endopodites 1 chez Deto echinata.* — Les endopodites 1 sont accolés au niveau de leur partie proximale renflée. Chaque basipodite émet ventralement un lobe foliacé dont la majeure partie est soudée à l'endopodite.

Une série de coupes transversales intéressant la zone de contact des deux endopodites met en évidence une coaptation très voisine de celle d'*Oritoniscus*. *Chaque endopodite présente du côté interne une encoche profonde délimitée par deux expansions en forme de condyles recourbés dont la plus développée est l'expansion dorsale.* Le condyle dorsal de l'endopodite droit pénètre dans l'encoche de l'endopodite gauche et se trouve donc enserré entre les deux condyles de cet article. Réciproquement le condyle ventral gauche pénètre dans l'encoche droite. Chez d'autres individus la disposition est inversée : c'est le condyle dorsal gauche qui pénètre dans l'encoche droite (fig. 4*c* et *d*).

Ces condyles représentent la section de deux lamelles faisant saillie sur la face interne de chaque endopodite. La lamelle dorsale, la plus développée épousant à la base le bombement de l'endopodite, est ensuite rectiligne et diminue graduellement d'épaisseur pour finalement disparaître au voisinage de la naissance de la gouttière spermatique. Elle correspond à l'étirement de l'angle dorsal interne de l'endopodite. La lamelle ventrale, beaucoup moins développée, n'est présente que le long de la partie bombée proximale de l'endopodite. Elle s'efface au niveau de la séparation de l'endopodite et du lobe foliacé terminal du basipodite.

Les lamelles droites et gauches sont de toute évidence des formations symétriques. Elles offrent deux à deux des sections parfaitement semblables à partir du niveau où les deux endopodites ne sont plus en contact (fig. 4*e*). Par contre le long de la partie coaptée existe une dissymétrie très nette : le condyle encastré dans l'encoche située en face de lui est beaucoup plus déformé que son homologue qui le recouvre, exception faite dans la partie proxi-

male où, la coaptation étant lâche, les condyles sont symétriques.

Comme chez *Oritoniscus* on distingue, de l'avant à l'arrière, trois zones. Une zone proximale où les condyles, plus ou moins rectilignes et perpendiculaires au bord interne des endopodites,

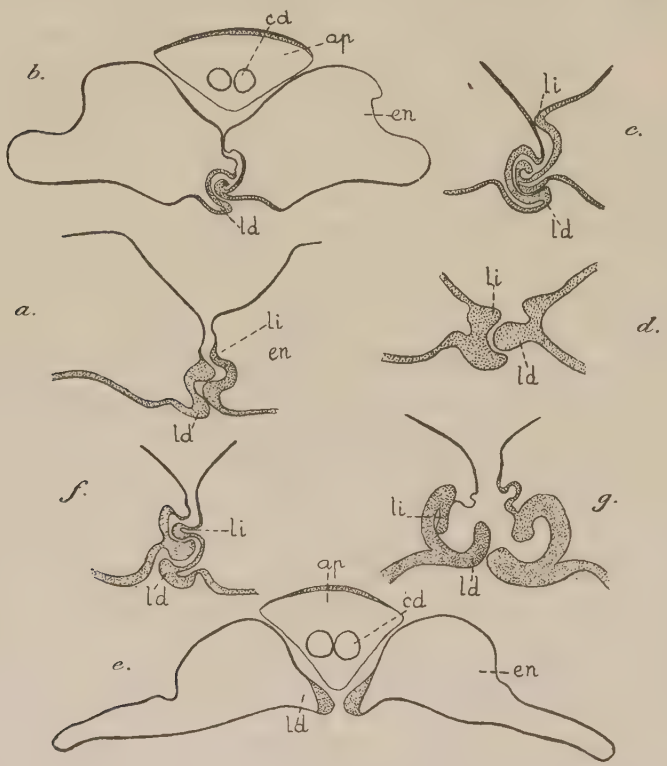


Fig. 4. — *Deto echinata* Guérin. Accrochage des endopodites 1 (Coupes transversales). Mêmes notations que figure 2 (× 96 pour *a*, *b*, *e*) (× 190 pour *c*, *d*, *g*, *f*).

sont simplement emboîtés sans déformation dans l'encoche médiane. Il s'agit là d'une *coaptation par engrenage* (fig. 4*a*).

Une zone médiane où le condyle dorsal, fortement recourbé et engagé dans l'encoche située vis-à-vis, présente une tête beaucoup plus large que le pédicelle qui le relie à l'article. Il s'agit là d'une *coaptation par assemblage* (fig. 4*c*).

Enfin une zone distale où le condyle ventral s'efface. L'un des condyles dorsaux pénètre dans une encoche creusée dans le con-

dyle symétrique, du côté ventral. Il s'agit de nouveau d'un simple *engrenage* des deux articles (fig. 4*d*).

Les basipodites I sont soudés dans leur partie proximale. Dans leur partie distale leurs faces internes, planes, sont accolées l'une à l'autre dans le plan médio-ventral, réalisant une coaptation par juxtaposition. Par contre, l'angle dorsal interne de ces articles qui fait saillie sous la forme d'un condyle peu développé, ne participe pas à la soudure. Celle-ci affecte uniquement la partie ventrale des basipodites au niveau correspondant à la juxtaposition des faces internes dans les coupes postérieures.

b) *Structure des pléopodes 1 chez les genres voisins.* — L'étude de la structure des endopodites et des basipodites de la première paire de pléopodes chez les genres *Scyphax* et *Armadilloniscus* appartenant, comme *Deto*, à la famille primitive des *Scyphacidæ* révèle des dispositions anatomiques intéressantes.

α. *Chez Scyphax ornatus* les basipodites 1 sont séparés. Les endopodites 1 sont, comme chez *Deto*, renflés dans leur partie proximale. Une série de coupes transversales intéressant cette zone montre que chaque endopodite émet du côté dorsal une expansion massive en forme de condyle tout à fait comparable à ce qu'on trouve chez *Deto echinata* au niveau faisant suite à la partie coaptée. *Mais, contrairement à ce qui se passe chez cette espèce, il n'y a pas de coaptation : les endopodites restent entièrement séparés* (fig. 5*a*).

Ce condyle représente la section d'une lamelle constituée par l'étirement de l'angle dorsal interne de l'endopodite. Parfaitement homologue de celle qui a été décrite chez *Deto*, elle est plus étendue que chez ce genre ; elle s'efface au niveau de la partie moyenne de l'apophyse génitale, et reparaît au voisinage de la pointe de celle-ci, au delà de l'extrémité du bouclier. Dans cette région elle contribue avec la lamelle latérale ventrale à envelopper la partie terminale du corps de l'apophyse génitale.

L'examen des coupes intéressant uniquement les basipodites montre que l'angle dorsal interne de cet article fait également saillie sous la forme d'un condyle très développé. Les deux condyles antagonistes se frôlent mais aucune coaptation n'intervient (fig. 5*b*).

β. *Armadilloniscus candidus.* — La structure des basipodites I est très voisine de celle qu'on observe chez *Deto*. Les deux articles symétriques sont rendus solidaires par la soudure de leur base.

Chaque basipodite émet du côté ventral un lobe foliacé en partie soudé à l'endopodite.

L'endopodite I à la même allure générale que chez *Deto* : renflé dans sa partie proximale puis effilé en forme de sabre courbe. Une série de coupes transversales effectuée au niveau de la partie ren-

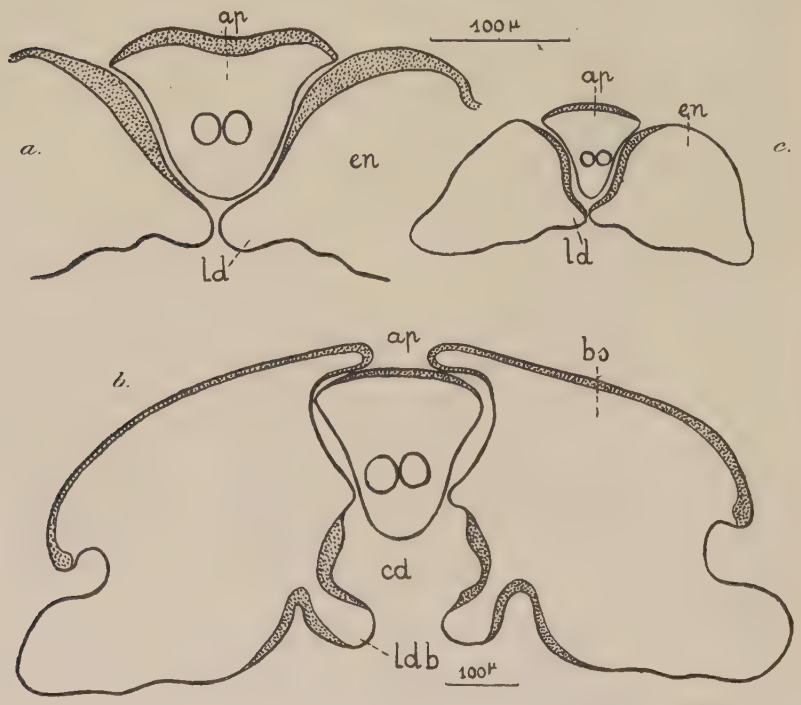


Fig. 5. — *Scyphacidæ* (Coupes transversales). *a* : *Scyphax ornatus* Dana endopodites 1 ; *b* : *idem*, basipodites 1 ; *c* : *Armadilloniscus candidus* B. L. (mêmes notations que fig. 2); *bs* : basipodites 1.

flée met en évidence une structure différente de celle de *Deto* : les deux endopodites sont accolés dans le plan médio-ventral, leur face interne étant plane sans trace de saillie de l'angle dorsal interne. Par contre au delà de l'extrémité libre du lobe foliacé ventral du basipodite apparaît dans l'angle dorsal interne de l'article un condyle frôlant son vis-à-vis dans le plan médio-ventral. Ce condyle, parfaitement homologue de celui de *Deto* et *Scyphax* représente la section d'une lamelle latérale qui s'étend jusqu'au niveau de la pointe du bouclier de l'apophyse génitale (fig. 5*c*).

Comme chez *Deto* la soudure partielle des basipodites ne correspond pas à la fusion d'angles dorsaux internes saillants : au delà de la soudure on n'observe qu'une juxtaposition de 2 faces planes.

c) *Structure des pléopodes 1 chez les Crinocheta supérieurs.* — Chez *Halophiloscia Couchii* l'analyse du stylet copulateur du 1er pléopode montre que la partie proximale renflée, ne présentant aucun sillon articulaire du côté dorsal, résulte de la soudure du basipodite et de la partie proximale de l'endopodite. Les deux articles symétriques sont soudés par leur base enserrant du côté dorsal une apophyse issue du 1er stermite du pléon et dont la section affecte la forme d'un croissant.

Sur la face ventrale de cette partie renflée est visible une ligne de suture ondulée qui délimite l'extrémité d'un lobe foliacé du

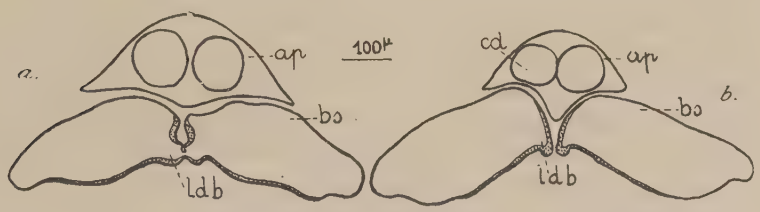


Fig. 6. — *Halophiloscia couchii* Kinahan. SOUDURE DES BASIPODITES (Coupes transversales) (mêmes notations que fig. 5 *b*).

basipodite, entièrement soudé à l'endopodite, homologue du lobe à pointe libre observé chez *Deto* et *Armadilloniscus*. Une série de coupes transversales pratiquée d'un bout à l'autre du stylet copulateur montre qu'au niveau de la partie proximale de l'endopodite l'angle dorsal interne de cet article est moyennement saillant et présente la forme d'un condyle analogue à celui des *Scyphacidæ*. Mais ces condyles, séparés par l'extrémité dorsale du corps de l'apophyse, n'ont aucun contact.

Les coupes intéressant la zone de soudure des articles symétriques, zone qui d'après la disposition des muscles correspond uniquement aux basipodites mettent en évidence un isthme étroit réunissant les angles dorsaux internes des articles symétriques. Dans les coupes plus distales la séparation des deux articles laisse subsister dans l'angle dorsal interne de chacun d'eux un condyle incliné du côté dorsal, très semblable à celui du basipodite de *Scyphax* (fig. 6*a* et *b*).

Au niveau des endopodites il n'y a pas trace de l'expansion lamelleuse du bord interne, aussi bien chez *Halophiloscia* que chez les formes plus évoluées des *Crinocheta* supérieurs. D'ailleurs, sur toute la longueur de l'endopodite, l'apophyse génitale émerge du côté dorsal maintenant éloignés l'un de l'autre les deux angles antagonistes.

Chez les *Crinocheta* supérieurs, au niveau des basipodites, les coupes proximales, immédiatement au delà de l'insertion basipodite-sternite, mettent en évidence un isthme étroit réunissant les angles dorsaux-internes symétriques. Au delà de cette soudure fugitive ces angles affectent, sur une très courte étendue, la forme de condyles massifs qu'on peut considérer comme homologues des condyles d'*Halophiloscia* et de *Scyphax*.

3. — *Conclusion de l'étude anatomique.*

L'étude des endopodites 1 chez *Deto* nous a montré que la section de ces articles, au delà de la partie renflée proximale présente une homologie parfaite avec la section correspondante des endopodites de *Scyphax* et *Armadilloniscus*. De même chez les *Trichoniscidæ* il y a homologie parfaite entre l'aspect de l'endopodite d'*Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, etc..., au niveau immédiatement consécutif à la coaptation, et l'aspect des coupes exécutées au même niveau chez *Alpioniscus*, *Titanethes*, *Trichoniscus*, *Haplophthalmus*, etc...

Dans tous ces cas c'est l'angle dorsal-interne de l'endopodite qui fait saillie sur toute ou partie de la longueur de cet article. Cette expansion se présente sous la forme d'une lamelle analogue à la lamelle latérale ventrale participant à la coaptation apophyse génitale-endopodites 1.

Nous sommes donc amenés à conclure qu'au niveau de la coaptation d'accrochage des deux endopodites 1, chez *Deto* comme chez *Oritoniscus* et les genres voisins, c'est cette expansion lamelleuse qui est modifiée. On assiste d'ailleurs à cette modification progressive en examinant les coupes transversales sériées d'arrière en avant.

Quant à la lamelle interne participant à la coaptation elle résulte sans doute, chez les *Trichoniscidæ* et chez *Deto*, d'une scissure de l'angle dorsal-interne de chacun des deux endopodites symétri-

ques. Au sujet de la soudure des basipodites 1 on peut faire des comparaisons analogues à celles qui ont été faites pour la coaptation des endopodites 1.

Chez les *Trichoniscidæ* où s'observe une soudure des basipodites (*Miktoniscus*, *Haplophthalminæ*) cette soudure peut être considérée comme résultant de la fusion des angles dorsaux-internes saillants demeurés indépendants chez des espèces telles que *Titanethes*.

Chez les *Crinocheta* on observe de même une homologie entre le condyle dorsal interne d'*Halophiloscia* et de tous les *Crinocheta* supérieurs au niveau succédant immédiatement à la soudure, et le condyle du basipodite de *Scyphax*. Dans tous les cas il s'agit d'une expansion lamelleuse de l'angle dorsal interne de l'article.

Nous sommes donc amenés à conclure que ce sont ces lamelles latérales du basipodite, demeurées indépendantes chez *Scyphax*, comme chez *Titanethes*, qui se fusionnent au niveau de la soudure des basipodites de *Miktoniscus*, *Haplophthalmus* et de la majeure partie des *Crinocheta*. Si l'on considère chacun des deux phyllums des *Euoniscoïdea*, *Synocheta* et *Crinocheta*, on ne peut manquer de conclure que *les différents aspects de l'angle dorsal interne des endopodites et des basipodites 1 représentent les étapes d'une évolution qui s'est poursuivie parallèlement chez ces deux groupes*. L'expansion lamelleuse du bord interne de ces articles peut vraisemblablement être considérée comme un caractère primitif, témoin de la forme ancestrale foliacée de l'article : de fait on la trouve chez les genres les plus primitifs des deux phyllums (*Alpioniscus*, *Titanethes* chez les *Synocheta*, *Scyphax* chez les *Crinocheta*). Que cette lamelle dorsale interne soit d'ailleurs un souvenir ancestral ou qu'elle soit apparue brusquement au cours de l'évolution de chacun des deux groupes, sa propre évolution peut la conduire à présenter quatre aspects :

1° *Les lamelles dorsales symétriques peuvent exister sans qu'il y ait coaptation ni soudure* : cas des endopodites et des basipodites de *Titanethes* et de *Scyphax* sur toute leur longueur ; cas d'une partie de l'endopodite d'*Haplophthalmus* et d'*Armadilloniscus*, de *Deto* pour la partie de l'endopodite consécutive à la coaptation, de même que pour *Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, *Trichoniscoïdes*, *Androniscus*, *Trichoniscus*, cas du basipodite de *Deto*, d'*Halophiloscia* et de tous les *Crinocheta* supérieurs pour la région immédiatement consécutive à la soudure.

2° *Les lamelles symétriques peuvent entrer en coaptation :* cas des lamelles des endopodites d'*Oritoniscus*, etc..., et de *Deto*.

3° *Les lamelles symétriques peuvent se souder :* cas des lamelles des basipodites d'*Halophiloscia* et de tous les *Crinocheta* supérieurs.

4° *Les lamelles symétriques peuvent disparaître sur toute ou partie de la longueur des articles :* cas des lamelles des endopodites d'*Armadilloniscus*, de *Deto* (disparition partielle) et des *Crinocheta* supérieurs (disparition totale); cas des lamelles des basipodites d'*Armadilloniscus* et d'une partie des lamelles des basipodites chez les *Crinocheta* supérieurs.

L'évolution ne porte d'ailleurs pas seulement sur la taille et la forme de ces lamelles mais également sur la position relative des articles symétriques qui se rapprochent progressivement chez les espèces de plus en plus évoluées, ainsi que l'a remarqué Racovitza (1919) pour l'ensemble des Isopodes. Ce rapprochement étant dû, selon cet auteur, à une croissance différentielle des parois du corps intermédiaires.

Il ne paraît pas exister de corrélation entre la présence ou le développement des lamelles dorsales et le rapprochement des articles symétriques entraînant un contact de ceux-ci, condition primordiale de la réalisation de la coaptation ou de la soudure. Chez les formes inférieures des *Synocheta* et des *Crinocheta* (*Alpioniscus*, *Titanethes* d'une part, *Scyphax* d'autre part) on observe en effet un assez grand développement de la lamelle sans que le rapprochement des articles symétriques soit suffisant pour assurer le contact, par contre chez *Armadilloniscus* la soudure des basipodites s'effectue en l'absence des lamelles.

En résumé cette étude anatomique a mis en évidence :

1° Que la majeure partie des détails anatomiques (lamelles latérales dorsales), composant la coaptation n'est pas née *de novo :* ces lamelles existent en l'absence de coaptation.

2° Que la coaptation n'apparaît que comme l'une des multiples possibilités d'antagonisme des angles dorsaux internes des endopodites et des basipodites.

3° Que la formation d'une coaptation dépend de la coexistence de deux caractères indépendants : présence de lamelles latérales dorsales et rapprochement suffisant des articles symétriques. Par

contre la présence de lamelles internes paraît liée à la réalisation de la coaptation, c'est-à-dire au rapprochement suffisant des articles symétriques, exception faite de *Trichoniscus* et *Androniscus*.

II. — Mode de fonctionnement de la coaptation.

D'après les hypothèses que nous avons émises au sujet de la copulation des Oniscoïdes comment pouvons-nous nous représenter l'effet de la coaptation d'accrochage des endopodites 1 lors de l'érection de ces organes.

La solidarité des endopodites 1 à l'état de repos ne peut que se maintenir lors de l'érection puisque dans la plupart des cas *(Oritoniscus, Phymatoniscus, Trichoniscoïdes, Deto)* il s'agit d'une coaptation par assemblage. D'ailleurs le mouvement des endopodites étant simultané il est probable que, même dans les cas de simple engrenage partiel *(Trichoniscus, Androniscus)*, les deux articles doivent demeurer en contact l'un de l'autre.

L'apophyse génitale, étant ventrale par rapport aux endopodites et reposant dans la rainure délimitée par les faces internes de ces articles, est entraînée par le mouvement de rotation des endopodites. Il lui est impossible en effet de glisser entre ces deux articles soudés du côté dorsal.

La position relative des trois organes est donc conservée pendant l'érection telle qu'elle se présentait à l'état de repos. L'orifice terminal de l'apophyse se trouve ainsi au niveau du fouet terminal de l'endopodite 1 auquel s'accole le stylet effilé de l'endopodite 2. Le sperme, dont l'éjaculation coïncide certainement avec l'érection des organes copulateurs, peut ainsi enduire simultanément les endopodites 1 et 2, droits et gauches, grâce aux soies rayonnantes qui entourent l'orifice du canal éjaculateur.

Cette coaptation d'accrochage fonctionne donc exactement de la même façon que la coaptation apophyse génitale-endopodites 1. Or elle existe précisément chez les espèces où l'apophyse génitale, dépourvue de bouclier, est simplement coaptée par juxtaposition avec les endopodites 1 dépourvus de lamelles latérales ventrales, c'est-à-dire chez les espèces où la solidarité des trois organes ne pourrait être maintenue lors de l'érection des endopodites 1.

Il est même remarquable de constater que chez *Androniscus* la

coaptation d'accrochage des endopodites 1, très réduite et localisée à la base de l'endopodite, coexiste avec une coaptation également réduite de l'apophyse génitale et des endopodites 1 localisée au voisinage de l'extrémité de l'article basal de l'endopodite. Il y a donc dans ce cas coordination de deux coaptations partielles assurant la solidarité des trois organes lors de l'érection des endopodites 1.

Chez *Trichoniscus* la coaptation d'accrochage des endopodites 1, bien que réduite, n'est pas doublée par une coaptation partielle de l'apophyse génitale et des endopodites 1. Or il s'agit de formes très petites et il est probable que la tension superficielle du sperme suffit à maintenir assemblés les appendices copulateurs extrêmement fins pendant toute la durée de l'éjaculation.

Chez les *Haplophthalminæ* la coaptation très réduite entre l'apophyse génitale et les endopodites 1 coexiste avec une soudure étendue des basipodites 1. Celle-ci assure une solidarité parfaite des stylets copulateurs pendant l'érection et entraîne l'apophyse génitale tandis que la coaptation apophyse endopodites 1 maintient l'orifice du canal déférent au niveau de la gouttière des endopodites.

La soudure des basipodites, encore étendue et suffisante pour assurer la solidarité des trois organes chez les *Crinocheta* inférieurs (*Deto*, *Armadilloniscus*, *Halophiloscia*), est considérablement réduite chez les *Crinocheta* supérieurs où la perfection de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 suffit à maintenir la solidarité des trois organes pendant toute la durée de l'éjaculation.

Nous devons voir dans cette substitution d'une coaptation à une autre, dans la coordination de coaptations partielles, de même que dans l'existence d'une troisième disposition anatomique (soudure des basipodites) à mode de fonctionnement identique, une preuve non négligeable de l'importance du rôle qu'elles jouent. Cette importance paraît d'ailleurs trouver une autre confirmation *dans la présence constante de l'une ou de l'autre de ces coaptations chez les Euoniscoïdea, c'est-à-dire chez l'immense majorité des Isopodes terrestres et les mieux adaptés à la vie terrestre.*

CHAPITRE III. — EMBOITEMENT DES ENDOPODITES 1 CHEZ LES *SCYPHACIDÆ*

Chez les *Scyphacidæ* la partie distale de l'endopodite, effilée et en forme de sabre courbe, présente une lamelle ventrale très développée du côté interne. A la position de repos des appendices copulateurs la lamelle de l'un des endopodites 1 recouvre plus ou

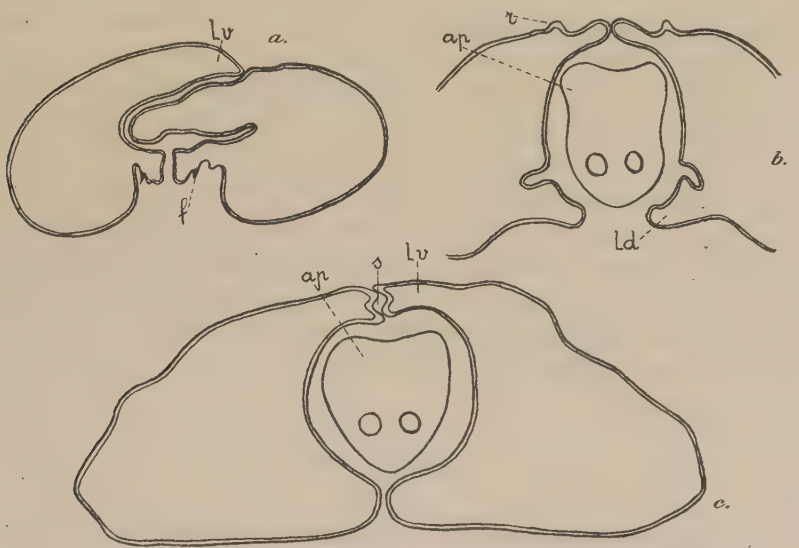


Fig. 7. — *Scyphacidæ*. EMBOITEMENT DES ENDOPODITES 1 (Coupes transversales) *a* : *Deto echinata* ; *b* : *Scyphax ornatus* ; *c* : *Armadilloniscus candidus* ; *lv* : lamelle latérale ventrale ; F : Führungssäge ; *r* : redent ventral ; *ld* : lamelle latérale dorsale ; *s* : scissure de la lamelle latérale ventrale.

moins la face ventrale de la lamelle symétrique si bien que les deux articles paraissent emboîtés l'un dans l'autre. Ces lamelles imbriquées recouvrent du côté ventral la pointe du corps de l'apophyse génitale.

a) Chez *Deto echinata* l'examen des coupes transversales de l'ensemble des deux articles montre que l'extrémité de la lamelle recouverte ventralement s'insinue entre la base de la lamelle symétrique et la crête abritant la rangée de soies agglutinées en paquets. Une encoche épousant la forme de cette extrémité est ainsi ménagée entre la lamelle recouvrante et la crête tandis que

ces deux formations sont étroitement appliquées l'une contre l'autre dans l'endopodite placé dorsalement (fig. 7*a*).

b) Chez *Scyphax ornatus* la partie distale de l'endopodite 1 présente à la fois une lamelle dorsale et une lamelle ventrale. La lamelle dorsale est surtout développée au niveau de la pointe de l'apophyse génitale, tandis que la lamelle ventrale l'est au maximum à l'extrémité de l'endopodite 1.

A aucun niveau les lamelles symétriques, dorsales ou ventrales ne se chevauchent d'une façon notable. Au voisinage de l'extrémité de l'apophyse génitale les lamelles ventrales s'affrontent et sont accolées par leur bord interne légèrement aplati (fig. 7*b*).

C'est l'emboîtement des lamelles ventrales et du bouclier de l'apophyse génitale qui maintient éloignées l'une de l'autre les extrémités des endopodites.

c) Chez *Armadilloniscus candidus* (1), au niveau de la pointe de l'apophyse génitale les lamelles ventrales des endopodites 1 s'affrontent dans le plan médio-ventral. Leur face interne présente une scissure médiane découpant deux lèvres. La lèvre inférieure de l'une des deux lamelles symétriques se loge dans cette scissure. Il s'agit là d'une coaptation par engrenage (fig. 7*c*).

Conclusion.

Au sujet de l'emboîtement des endopodites 1 chez *Deto*, il est manifeste que la pénétration de l'extrémité de l'une des lamelles latérales dans l'encoche comprise entre la base de la lamelle symétrique et la crête interne ne nécessite aucune disposition particulière et entraîne un simple écartement des deux formations. Celles-ci coexistent chez *Scyphax* sans qu'intervienne une coaptation. Seul le rapprochement des deux articles, rendu impossible chez *Scyphax*, commande la réalisation de la coaptation *qui paraît dénuée de toute signification fonctionnelle.*

Chez *Armadilloniscus* la scissure médiane de la face interne des lamelles, absente chez *Scyphax*, a toute l'apparence d'un carac-

(1) Il est à noter que chez cette espèce la crête dorsale concourant à délimiter la gouttière spermatique ne présente pas de soies agglutinées en paquets (« Führungssäge » de Verhoeff).

tère survenu brusquement. *De même que l'emboîtement des lamelles chez* Deto, *la coaptation qu'elle détermine ne paraît pas avoir de signification fonctionnelle.*

CHAPITRE IV. — RÉTENTION DE L'*APPENDIX MASCULINA*

I. — Etude anatomique.

1. — *Travaux antérieurs.*

K. W. Verhoeff (1939) a décrit chez deux espèces du Chili : *Patagoniscus araucanicus* Verh. et *P. simrothi* Verh., qu'il a prises pour type d'une nouvelle famille d'Isopodes terrestres : les *Patagoniscidæ*, un rapport étroit entre les pléopodes 2 et 4 des mâles. L'article distal, mince et effilé, de l'endopodite 2 s'enfonce dans une gouttière interne profonde de l'exopodite 4. Il s'agit là d'une coaptation typique.

Verhoeff oppose à ce sujet les *Patagoniscidæ* aux *Trichoniscidæ* chez lesquels aucune disposition anatomique analogue ne lui est apparue.

Chez les Oniscoïdes supérieurs Verhoeff (1920) examinant la structure de l'exopodite du 5e pléopode a décrit le long du bord interne de cet article une gouttière (« Innenrandlängsrinne ») en lui donnant pour fonction d'amener l'eau recueillie par capillarité entre les endopodites des uropodes (« Wasserbahn ») jusqu'à l'appareil filtrant constitué par de multiples et fines soies rayonnantes (« Strahlenhaare ») plantées en petits paquets sur la face dorsale de l'exopodite 5.

Ces deux assertions : absence de dispositif de rétention de l'*appendix masculina* chez les *Trichoniscidæ*, structure et fonctionnement du bord interne modifié de l'exopodite 5 chez les Oniscoïdes supérieurs, constituent des erreurs. *Chez les termes supérieurs de la famille des* Trichoniscidæ *et la plupart des* Crinocheta *supérieurs existe le long du bord interne de l'exopodite 5 des mâles un appareil de rétention de l'appendix masculina qui constitue une remarquable coaptation d'accrochage.*

2. — *Rétention de l'*Appendix masculina *chez les* Trichoniscidæ.

a) *Description de la coaptation chez Androniscus dentiger.* — Chez *Androniscus dentiger* l'endopodite 2 à la forme d'un stylet massif et rigide dont l'extrémité parvient au niveau de la pointe de l'exopodite 5.

Comparé à l'exopodite 5 de la femelle, l'exopodite du mâle présente de notables différences. L'exopodite femelle est presque symétrique, son bord interne offre une convexité analogue à celle du bord externe. Une crête très courte, correspondant à l'insertion des muscles moteurs prend naissance dans la partie médiane de la base et soulève légèrement la face dorsale de l'article.

L'exopodite 5 du mâle est au contraire fortement dissymétrique. Son bord interne est rectiligne. La crête prenant naissance dans la partie médiane du bord proximal se continue en s'atténuant jusqu'à la pointe de l'exopodite. L'espace compris entre cette dernière et le bord interne est légèrement déprimé. Deux minces pellicules symétriques, dont l'une prend naissance le long du bord interne, au niveau du 1/4 proximal, jusqu'à la pointe de l'article, et dont l'autre s'insère sur la crête submarginale, recouvrent cette dépression. *Dans le gousset ainsi formé se tient à la position de repos l'extrémité de l'endopodite 2* (fig. 8*a*).

Il est facile d'observer les deux parties coaptantes en place : il suffit de dessécher l'animal fraîchement tué, ce qui fixe admirablement les appendices dans leur position naturelle. Il est alors possible de prélever les exopodites 2, 3 et 4 pour mettre en évidence la coaptation sans risque de rompre le contact de l'*appendix masculina* et de l'exopodite 5.

b) *Variation de cette coaptation chez les autres genres.* — La forme rectiligne du bord interne de l'exopodite 5 n'est pas spéciale au seul sexe mâle : chez *Hyloniscus*, *Trichoniscus*, *Miktoniscus*, *Heleroniscus*, *Haplophthalmus* les exopodites 5 ont leur bord interne rectiligne chez les deux sexes. Par contre chez d'autres genres tel que *Trichoniscoïdes* le bord interne de l'exopodite du mâle est aussi convexe que celui de l'exopodite femelle. Chez *Phymatoniscus* l'exopodite du mâle a un bord interne légèrement moins convexe. La différence est encore plus grande chez *Oritoniscus*. Quant à la crête issue de la partie médiane du bord proximal, elle

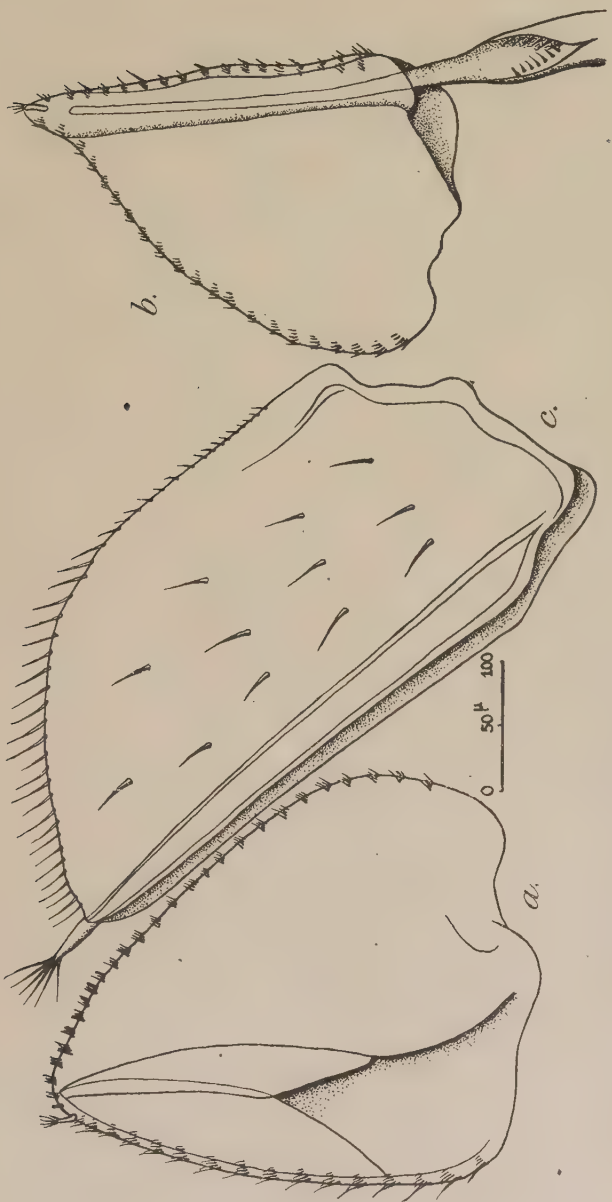


Fig. 8. — *Trichoniscidæ*. Rétention de l'*appendix masculina*. *a* : *Androniscus dentiger* Verh. ; *b* : *Trichoniscus provisorius* Rac. ; *c* : *Haplophthalmus danicus* B. L.

est identique chez les deux sexes des genres *Titanethes*, *Hyloniscus*, *Trichoniscoïdes*. Elle est plus développée chez l'exopodite des mâles appartenant aux genres *Phymatoniscus* et *Oritoniscus*. Chez *Helenoniscus*, *Haplophthalmus* et *Trichoniscus* cette crête, identique dans les deux sexes, n'intervient pas dans la constitution de l'appareil d'accrochage. La légère dépression de la face dorsale de l'exopodite située entre le bord interne et la crête submarginale est absente chez *Titanethes*. Elle s'observe par contre chez *Hyloniscus*, *Phymatoniscus*, *Oritoniscus*, genres où elle se cantonne à la base de l'exopodite.

C'est dans cette légère dépression que se place l'extrémité de l'endopodite 2 à sa position de repos. Chez ces genres en effet, comme chez la plupart des *Trichoniscidæ* inférieurs l'endopodite 2, très court n'atteint que la base de l'exopodite 5. Il n'y a aucune trace de pellicule marginale ou submarginale. La coaptation est donc très réduite ou nulle.

Chez *Trichoniscus* l'endopodite 2 se termine par une tige fine qui atteint l'extrémité de l'exopodite 5. Ce dernier présente chez le mâle une pointe aiguë, tandis que l'exopodite femelle offre une extrémité arrondie. Parallèlement au bord interne de l'exopodite 5 du mâle et à quelque distance de ce bord s'insère une pellicule chitineuse qui s'étend d'un bout à l'autre de l'exopodite. Cette pellicule se rabat sur le bord interne et recouvre une légère dépression marginale. *Dans le tube capillaire ainsi formé se loge l'extrémité de l'endopodite 2 à la position de repos* (fig. 8*b*).

La pointe extrême, très fragile, de cet endopodite ne s'avance d'ailleurs pas jusqu'à l'extrémité du tube.

Chez *Haplophthalmus* l'endopodite 2 se présente sous un aspect assez voisin de celui de *Trichoniscus* : l'article distal, régulièrement effilé est très fin à son extrémité. L'exopodite 5 apparaît au premier abord identique chez les deux sexes. Il présente une certaine épaisseur du côté interne. Si on examine l'exopodite mâle dans un liquide réfringeant on voit qu'*une gouttière assez profonde est creusée dans l'épaisseur du bord interne. C'est dans cette gouttière que se loge l'extrémité de l'endopodite 2*. Les exopodites 5 symétriques étant accolés par leur bord interne le long du plan médian, l'ensemble des deux gouttières accolées forme un tube où sont serrés l'un contre l'autre des endopodites 2 à la position de repos (fig. 8*c*).

L'appareil d'accrochage des endopodites 2 chez *Helenoniscus prenanti* Legrand est très semblable à celui des espèces du genre *Haplophthalmus*.

3. — *Rétention de l'*Appendix masculina *chez les* Crinocheta.

a) *Description de la coaptation chez Porcellio dilatatus.* — L'endopodite du 2e pléopode se compose chez cette espèce, comme chez tous les *Oniscoïdea*, de deux articles. L'article basal est court, l'article distal est très long, régulièrement effilé, et se termine par une tige fine et fragile. Les deux endopodites symétriques sont accolés à la position de repos.

L'exopodite du 5e pléopode est fortement dissymétrique chez les deux sexes. Il a grossièrement la forme d'un triangle rectangle. Son bord interne est parfaitement rectiligne chez le mâle, légèrement bombé chez la femelle. Sa face dorsale est sillonnée chez les deux sexes par trois crêtes : deux crêtes transversales délimitant une dépression occupant la moitié antérieure de l'exopodite, et une crête longitudinale, parallèle au bord interne, s'étendant du bord proximal à la pointe. La pente externe de cette crête et le bord distal de la dépression sont couverts de soies fines, rayonnantes, disposées en petits paquets d'une dizaine environ ; les soies d'un même paquet s'insèrent l'une à côté de l'autre sur une fine crête rectiligne ou légèrement arquée, orientée perpendiculairement au plan médio-ventral de l'animal, et divergent légèrement, d'où le nom de « Strahlenhaare » que leur a donné Verhoeff (1920). Ces soies sont également abondantes tout le long du bord interne de l'exopodite. Elles existent d'ailleurs sur d'autres appendices du pléon, également sur l'apophyse génitale. On les rencontre chez la plupart des familles des *Oniscoïdea*.

Chez la femelle la crête longitudinale est très peu marquée, au delà, du côté interne, l'exopodite se termine en biseau. Chez le mâle la crête longitudinale est beaucoup plus saillante et la bande marginale est creusée en gouttière. *Sur toute sa longueur le sommet de cette crête émet une pellicule chitineuse, mince et transparente, rabattue vers l'intérieur. Le bord interne de l'exopodite émet une pellicule semblable mais rabattue en sens inverse et en partie recouverte par la pellicule submarginale* (fig. 9*b*).

L'ensemble de ces deux pellicules ferme la gouttière marginale, la transformant en un tube. Dans ce tube se loge à l'état de repos l'extrémité fragile de l'endopodite 2. La pointe de ce dernier parvient rarement jusqu'à l'extrémité du tube : chez les mâles de forte taille notamment, elle parvient seulement jusqu'aux 2/3 du tube.

L'examen des coupes transversales sériées de l'exopodite 5 confirme les détails mis en évidence par l'examen *in toto*.

L'exopodite se présente comme une lamè ne comprenant que

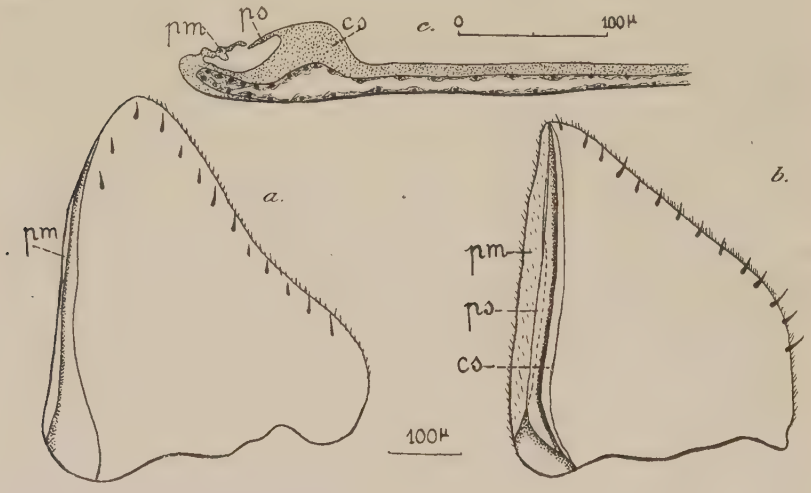


Fig. 9. — Rétention de l'*appendix masculina* chez les *Crinocheta*. *a* : *Halophiloscia Couchii*; *b* : *Porcellio dilatatus* Brdt; *c* : *idem* (Coupe transversale); *pm* : pellicule marginale; *ps* : pellicule submarginale; *cs* : crête submarginale.

deux couches de cellules : une couche ventrale et une couche dorsale. La chitine est beaucoup plus épaisse sur la face dorsale. La crête submarginale apparaît presque entièrement formée par un épaississement de la chitine dorsale. L'hypoderme sous-jacent n'est que légèrement soulevé. La pellicule submarginale qui se détache de la crête est entièrement chitineuse. Le bord interne de l'exopodite est arrondi et il s'en détache du côté dorsal une pellicule, également entièrement chitineuse, rabattue sur la légère concavité marginale, séparant la crête du bord interne (fig. 9*c*).

L'étude de cette coaptation sur l'exopodite *in toto* doit être faite *à l'état frais* : après un séjour prolongé dans l'alcool les minces

pellicules obturantes se collent à la surface de la bande marginale ; On ne distingue plus qu'une gouttière consécutive à l'existence de la crête submarginale. C'est cette gouttière qu'a décrite VERHOEFF sous le nom d' « Innenrandlängsrinne » (1920) en lui donnant pour fonction d'amener l'eau recueillie par capillarité entre les endopodites des uropodes jusqu'à l'appareil filtrant constitué par les paquets de soies rayonnantes. Si on admet que le trajet suivi par l'eau est marqué par la présence de ces soies, qui peuvent en effet arrêter les corps étrangers et protéger les endopodites respiratoires, l'interprétation de VERHOEFF est inadmissible, mise à part son erreur au sujet de la structure du bord interne. En effet les parois internes du tube marginal ne présentent aucune soie. Celles-ci sont uniquement réparties à l'extérieur du tube, jusque sur la face externe des pellicules obturantes, mais principalement le long du bord interne de l'exopodite et sur la pente externe de la crête submarginale. Il est donc beaucoup plus plausible de considérer que l'eau provenant du « Wasserbahn » des uropodes s'écoule de part et d'autre du tube. D'ailleurs, comme chez *A. dentiger*, on peut observer la liaison entre l'endopodite 2 et ce tube en fixant par la chaleur un animal fraîchement tué.

b) *Évolution de la coaptation chez les diverses familles.* — Chez les *Scyphacidæ* l'exopodite du 5e pléopode, identique chez les deux sexes, ne présente aucun appareil de rétention de l'endopodite 2. Ce dernier peut être très long (*Deto echinata*) et dépasser notablement l'extrémité de l'exopodite 5.

Chez les *Oniscidæ*, *Halophiloscia couchii*, forme archaïque, ne présente qu'un appareil de rétention incomplet ; la crête submarginale est presque inexistante et aucune pellicule ne s'en détache ; seul le bord interne de l'exopodite émet une pellicule qui, en se rabattant, recouvre l'extrémité de l'endopodite 2 (fig. 9*a*).

Chez tous les autres genres la coaptation est analogue à celle que j'ai décrite chez *Porcellio dilatatus*.

Chez les *Porcellionidæ* il en est de même. Il faut signaler cependant que chez *Hemilepistus*, genre désertique, où l'endopodite 2, très court, atteint seulement l'exopodite 3, l'exopodite 5 ne présente aucun appareil de rétention, pas plus d'ailleurs que l'exopodite 3.

L'appareil de rétention est parfaitement développé chez les *Armadillidiidæ*. La faculté d'enroulement ne paraît pas entraîner

de modifications particulières de cet appareil qui ressemble beaucoup à celui de *Porcellio*.

Cet appareil était par contre absent chez les *Eubelidæ* que j'ai pu examiner : *Periscyphis convexus* B. L.; *Eubelum lubricum* B. L.; *Sphærobatytropa ribauti* Verh.

Chez les *Armadillidæ*, l'exopodite 5 d'*Armadillo officinalis* occupe une position très spéciale; il est presque entièrement caché sous le rebord interne très saillant du basipodite de l'uropode correspondant. Il ne présente aucun appareil de rétention de l'endopodite 2. La pointe de ce dernier s'engage simplement sous le rebord du basipodite de même d'ailleurs que la pointe des endopodites 1 lorsque l'animal est enroulé ou simplement arqué.

4. — *Conclusion de l'étude anatomique.*

L'appareil de rétention de l'endopodite 2, à l'opposé de la plupart des coaptations précédentes, paraît être une formation née *de novo* et en relation étroite avec l'existence d'un endopodite 2 allongé. De fait elle n'existe pas chez les *Trichoniscidæ* inférieurs et chez le Porcellionide *Hemilepistus* où l'endopodite 2 est court. De même ses dimensions — la largeur du moins — paraissent également adaptées aux dimensions de l'extrémité de l'endopodite 2 : large gousset chez *Androniscus*, tube fin chez *Trichoniscus*; *Haplophthalmus* et les *Crinocheta* supérieurs. Il s'en faut pourtant de beaucoup que la coaptation soit précise : l'extrémité de l'endopodite 2 est loin d'être à l'étroit dans ce tube dont deux des faces sont d'ailleurs mobiles et déformables.

Il existe cependant des preuves d'une certaine indépendance entre les deux parties antagonistes : malgré une assez grande uniformité dans la forme de l'endopodite 2 et de l'exopodite 5, on observe chez les *Crinocheta* une certaine évolution, assez faible d'ailleurs, de la coaptation : absente chez les formes inférieures (*Scyphacidæ*), incomplète chez *Halophiloscia*, également inférieure. De même une des conditions d'existence du tube de rétention : la rectitude du bord interne, n'est pas l'apanage exclusif de l'exopodite 5 des mâles.

Enfin le fait que, chez les mâles de grande taille de la plupart des espèces, à la fois chez les *Trichoniscidæ* (*Trichoniscus*) et les *Crinocheta* (*Porcellio*) l'extrémité du tube de rétention n'est pas

occupée par l'endopodite 2, apporte une autre preuve qu'une certaine indépendance existe entre les deux formations antagonistes. La présence de cet appareil est loin d'être constante. Il manque chez les formes inférieures et certaines formes supérieures.

II. — Mode de fonctionnement de la coaptation.

Chez un *Porcellio* de grande taille il est facile d'observer sur le vivant, au binoculaire les modalités de la rétention de l'endopodite 2. Si on prélève délicatement les exopodites 2, 3 et 4 on voit que les endopodites, s'ils demeurent humides, sont animés d'un mouvement continuel de battement qui peut s'étendre aux exopodites. Ils se soulèvent en pivotant d'arrière en avant autour de leur point d'attache. Ce mouvement intéresse également l'endopodite 2, si bien que sa pointe se déplace d'une façon continuelle dans le tube de rétention, s'éloignant puis se rapprochant de l'extrémité de celui-ci. Mais le stylet copulateur présente surtout des mouvements spéciaux, très brusques, par saccades, d'arrière en avant. Une fois prélevés les exopodites 2, 3 et 4, l'amplitude de ces mouvements peut être telle que l'extrémité se dégage du tube. Le stylet se redresse alors brusquement en s'écartant de son symétrique. Les pléopodes symétriques légèrement imbriqués — l'exopodite gauche recouvre en partie le bord de l'exopodite droit — sont également capables de se séparer en s'écartant de la ligne médio-ventrale comme s'entr'ouvent deux volets. C'est un tel mouvement combiné à une contraction brusque des muscles de l'endopodite 2 qui permet à celui-ci de se dégager lors de la copulation.

Si on décroche expérimentalement l'endopodite 2 de son tube de rétention on observe qu'après s'être érigé l'organe copulateur est ramené sous les exopodites par la contraction des muscles. Ce sont ensuite ses mouvements de battements s'accompagnant de légers déplacements latéraux de son extrémité qui le replacent d'une façon passive dans son tube de rétention, en écartant successivement les deux pellicules obturantes.

L'érection brusque de l'endopodite 2 à la surface du pléon, lorsqu'on le dégage du tube où son extrémité était maintenue, m'amène à penser que cette coaptation joue un rôle de rétention de cet appendice, enclin naturellement à s'ériger, et en même temps un rôle de protection de sa pointe fragile.

Cependant les Oniscoïdes primitifs : *Tylidæ*, *Synocheta* et *Crinocheta* inférieurs s'en passent fort bien : le simple recouvrement de l'endopodite 2, par les exopodites 2, 3, 4 et 5 suffit à assurer la rétention.

Malgré l'interprétation erronée de Verhoeff au sujet de la conduction de l'eau recueillie par les endopodites des uropodes, il n'est pas douteux cependant que le tube de rétention soit toujours humide. En plus du rôle de rétention et de protection, l'humidification de cette pointe fragile est certainement un bien car, si on laisse l'endopodite un court instant à sec, son extrémité se brise au moindre choc.

Quoi qu'il en soit de son utilité, la coaptation ne peut nuire en aucune façon à l'animal car l'endopodite 2 est facilement dégagé ors de la copulation.

CHAPITRE V. — PINCES PRÉHENSILES DU 7e PÉRÉIOPODE DES MALES

Parmi les multiples caractères sexuels secondaires présentés par les péréiopodes des mâles appartenant à toutes les familles d'Oniscoïdes un des plus curieux est la pince préhensile formée par deux articles successifs (carpopodite et méropodite ou ischiopodite et méropodite et même propodite et carpopodite) du 7e péréiopode de certaines espèces.

I. — Étude anatomique.

1. — *Travaux antérieurs.*

Ces pinces, et en général toutes les différenciations du 7e péréiopode dont il sera question plus loin ont été abondamment décrites par les systématiciens. Les caractères sexuels secondaires des péréiopode, des mâles constituent en effet, par leur grande variabilité, d'excellents critères pour différencier les espèces.

La pince préhensile du 7e péréiopode d'*Haplophthalmus danicus* B. L. a été décrite par Verhoeff (1908) et Vandel (1925). La pince d'*Androniscus dentiger* Verh. par Weber (1881), Verhoeff

(1908), Brian (1914) et Vandel (1925). La pince préhensile de *Miktoniscus chavesi* Dollfus a été signalée par Carl (1908) et Vandel (1925). J'ai signalé enfin (1942) la pince préhensile de *Trichoniscoïdes cadurcencis furcillatus* Legrand. Vandel (1925) considère à juste titre ces pinces préhensiles comme des coaptations sexuelles.

Si ces formations ont paru jusqu'ici énigmatiques, c'est qu'elles n'ont pas été placées avec précision dans leur cadre normal, celui des caractères sexuels secondaires du péréiopode 7, et que les auteurs qui les ont décrites n'ont pas songé à les dissocier en leurs éléments constitutifs, à savoir des caractères sexuels secondaires indépendants portés par deux articles successifs du péréiopode 7. L'anatomie comparée des caractères sexuels si variés présentés par ce péréiopode, en réparant cette faute, nous suggérera une explication rationnelle de l'existence de ces pinces.

2. — *Caractères sexuels secondaires du péréiopode 7 des* Haplophthalminæ.

a) *Description de la pince d'Haplophthalmus danicus* (fig. 10*a*). — Chez *H. danicus* la pince est constituée par le méropodite et le carpopodite. Le carpopodite présente dans la partie médiane de sa face ventrale un épais bourrelet coiffé d'une forte épine dirigée obliquement vers la base de l'article et vers l'intérieur. Le bourrelet surplombe une concavité en forme de gorgeret, creusée dans la moitié proximale de l'article. Le méropodite présente, non loin du bord distal, en regard de la différenciation du carpopodite, un angle saillant planté de deux gros tubercules surmontés chacun d'une forte soie dirigée obliquement en sens inverse de l'épine du carpopodite.

b) *Différenciations sexuelles du péréiopode 7 chez d'autres genres.* — On connaît actuellement une trentaine d'espèces appartenant à la sous-famille des *Haplophthalminæ*. Chez la plupart le péréiopode 7 des mâles est différencié sexuellement.

Dans un premier groupe d'espèces appartenant au genre *Haplophthalmus* et à des genres voisins le carpopodite est seul différencié.

Chez *Haplophthalmus mengei* Zad et *H. mengei cottianus* Verh. le carpopodite du péréiopode 7 présente un bourrelet situé beau-

coup plus distalement que chez *H. danicus*. Ce bourrelet, qui fait saillie sur la face ventrale de l'article, est coiffé de quelques soies, dont une très longue mais non oblique (fig. 10*d*).

Chez *Haplophthalmus teissieri* Legrand le carpopodite présente dans la partie distale de sa face ventrale un rebord très saillant,

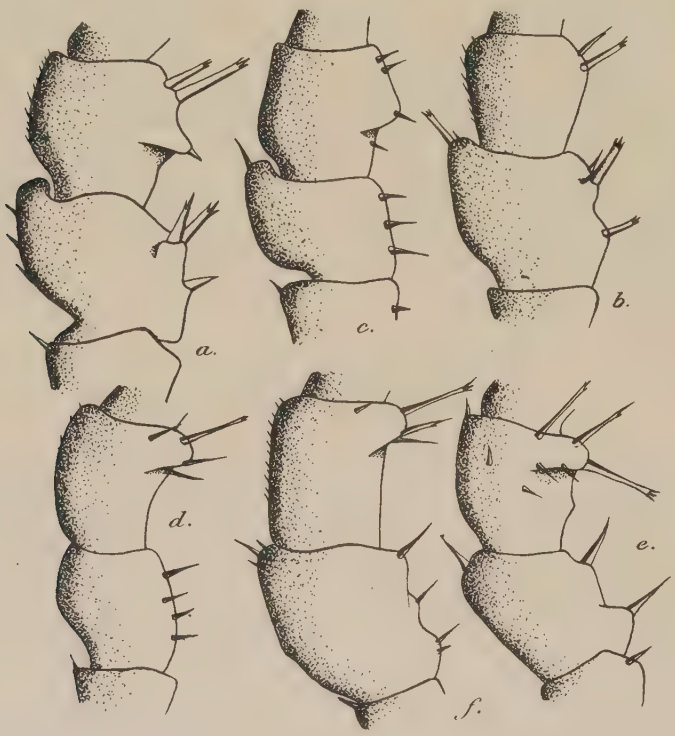


Fig. 10. — *Haplophthalminæ*. 7e PÉRÉIOPODE MALE. *a* : *Haplophthalmus danicus* B. L. ; *b* : *Cyphotendana ligurina* Verh. ; *c* : *H. delmontensis* Verh. (d'après Verh.) ; *d* : *H. mengei* Zad ; *f* : *Cyphonicellus styricus* Verh. (d'après Verh.) ; *e* : *H. perezi* Legrand (× 165).

incurvé latéralement, du côté interne, et orné de quatre grosses soies subégales dirigées vers l'arrière.

Chez *H. aternanus* Verh. le carpopodite présente également dans la partie distale du carpopodite un fort bourrelet orné de soies subégales, surplombant une dépression de la face latérale interne de l'article.

Chez *Cyphotendana ligurina* Verh. le carpopodite présente un

très gros bourrelet occupant une position médiane sur la face ventrale de l'article comme chez *H. danicus*, mais sans épine oblique, coiffé simplement d'une petite soie oblique (fig. 10*c*).

Chez *Cyphotendana dalmazzensis* Verh. le bourrelet du carpopodite est simplement moins accentué que chez l'espèce précédente.

Dans un deuxième groupe d'espèces c'est le méropodite qui est seul différencié.

Chez *Haplophthalmus delmontensis* Verh. L'angle distal du carpopodite est à peine plus marqué que chez la femelle. Le méropodite présente par contre de chaque côté de la face ventrale, près du bord distal un tubercule coiffé d'une forte soie analogue à celui d'*H. danicus* (fig. 10*b*).

Enfin *dans un troisième groupe d'espèces*, auquel appartient *H. danicus* le carpopodite et le méropodite sont tous deux différenciés sexuellement.

Chez *Haplophthalmus perezi* Legrand (fig. 10*e*) le carpopodite présente un bourrelet distal semblable à celui d'*H. mengei*. Le méropodite présente un gros tubercule coiffé d'une soie occupant une position beaucoup plus proximale que chez *H. danicus*.

Chez *Cyphoniscellus styricus* Verh., le carpopodite présente un bourrelet distal analogue à celui d'*Haplophthalmus mengei*, et le méropodite une paire de tubercules, voisins du bord distal, surmontés d'une forte soie dirigée vers le carpopodite (fig. 10*f*).

En résumé : Chez *H. danicus*, lorsque le carpopodite se rabat du côté ventral, l'épine qui coiffe l'extrémité du bourrelet croise la grosse soie interne coiffant l'angle saillant du méropodite. La disposition symétrique des différenciations du carpopodite et du méropodite par rapport à l'articulation de ces deux articles et la proximité de ces différenciations entraîne l'existence d'une pince préhensile. Chez *Cyphotendana ligurina seule existe la partie distale de la pince* d'ailleurs incomplète puisque l'épine est remplacée par une simple soie.

Chez *Haplophthalmus delmontensis seule existe la partie proximale de la pince.*

Chez *H. mengei*, *H. mengei cottianus*, *H. teissieri*, *H. aternanus* existent tous les éléments de la partie distale de la pince : bourrelet garni de grosses soies et concavité plus ou moins accentuée de la face latérale interne du carpopodite. Mais le bourrelet

est trop éloigné du méropodite pour servir d'antagoniste à un tubercule du méropodite s'il en existait un, ce qui n'est pas le cas.

Chez *H. perezi* le bourrelet du carpopodite et le tubercule du méropodite occupent bien une position symétrique par rapport à l'articulation carpopodite-méropodite, mais le rabattement du carpopodite n'est pas suffisant pour assurer le croisement de ces deux différenciations car elles sont trop éloignées de l'articulation.

Enfin chez *Cyphoniscellus styricus* tous les éléments de la pince d'*H. danicus* sont présents mais les deux différenciations, bourrelet et tubercule interne n'occupent pas une position symétrique par rapport à l'articulation carpopodite-méropodite.

3. — *Caractères sexuels secondaires du péréiopode 7 chez les* Trichoniscinæ.

a) *Pince préhensile de Miktoniscus chavesi* (fig. 11*a*). — Chez cette espèce le carpopodite du péréiopode 7 présente sur sa face ventrale un angle fortement saillant surplombant la moitié proxi-

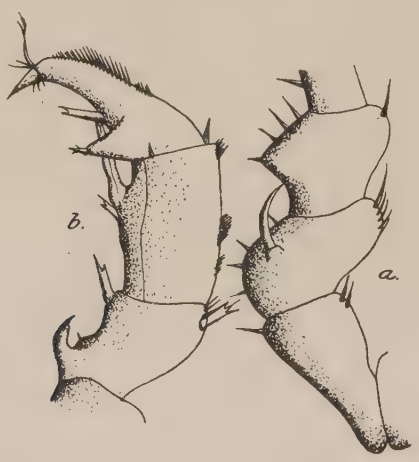


Fig. 11. — 7e PÉRÉIOPODE MALE. *a* : *Miktoniscus chavesi* Dollfus; *b* : *Trichoniscoïdes cadurcensis furcillatus* Legrand (× 96).

male de l'article creusée en forme de gorgeret. La face ventrale du méropodite est très renflée dans sa partie médiane, une forte soie recourbée s'insère sur la face latérale interne au sommet du renfle-

ment. La pointe de cette soie parvient au niveau du gorgeret du carpopodite. L'ensemble de ces deux différenciations, symétriques par rapport à l'articulation carpopodite-méropodite et suffisamment rapprochées de cette articulation, figure une pince préhensile rudimentaire, voisine de celle d'*Haplophthalmus danicus*.

Le genre *Miktoniscus* par de nombreux caractères se rapproche des *Haplophthalminæ*, notamment par la forme des appendices copulateurs et, d'une façon générale, de tous les pléopodes. La pince préhensile de ses péréiopodes 7 pourrait figurer dans la série étudiée précédemment à propos des *Haplophthalminæ*.

b) *Pince préhensile de Trichoniscoïdes cadurcensis furcillatus.* — Le propodite du péréiopode 7 du mâle présente dans la partie proximale de sa face ventrale une forte apophyse conique coiffée d'une grosse soie. Le carpopodite offre dans sa partie distale une longue soie massive dirigée presque parallèlement à la face ventrale et croisant l'apophyse du propodite. L'ensemble de ces deux différenciations du carpopodite et du propodite figure une pince préhensile (fig. 11*b*).

c) *Pince préhensile d'Androniscus dentiger.* — Les mâles de toutes les espèces appartenant au genre *Androniscus* Verhoeff présentent sur le péréiopode 7 une pince préhensile hautement différenciée constituée par le méropodite et le carpopodite.

Chez *Androniscus dentiger* par exemple, le méropodite offre sur sa face ventrale une énorme excroissance en forme de dent, doublant presque la largeur de l'article. L'extrémité de cette dent, coiffée d'une grosse soie biarticulée, arrive au niveau du tiers antérieur de l'article suivant (carpopodite). La partie médiane de la face interne de cette dent est creusée sur toute sa longueur, tandis que les bords de celle-ci sont légèrement relevés, ce qui lui donne une forme de cuillère (fig. 11 *bis a*).

Le tiers proximal de la face ventrale du carpopodite est entaillé obliquement et creusé en forme de gorgeret. Le contour distal de cette partie évidée est celui d'un V renversé, souligné par un redent qui fait saillie sur la face ventrale et sur la face latérale interne sous la forme d'un gros bourrelet. La pointe du V se trouve approximativement en regard de l'extrémité de la dent du méropodite.

Sur plus de la moitié de la face dorsale du carpopodite s'étend une zone taillée en biseau et légèrement déprimée dans sa partie

médiane. L'extrême base de ce biseau a pour antagoniste un prolongement en forme de dent de la face dorsale du méropodite. Cette dent dorsale du méropodite n'existe pas sur le péréiopode femelle. Sa face interne, arrondie en forme de condyle, pénètre

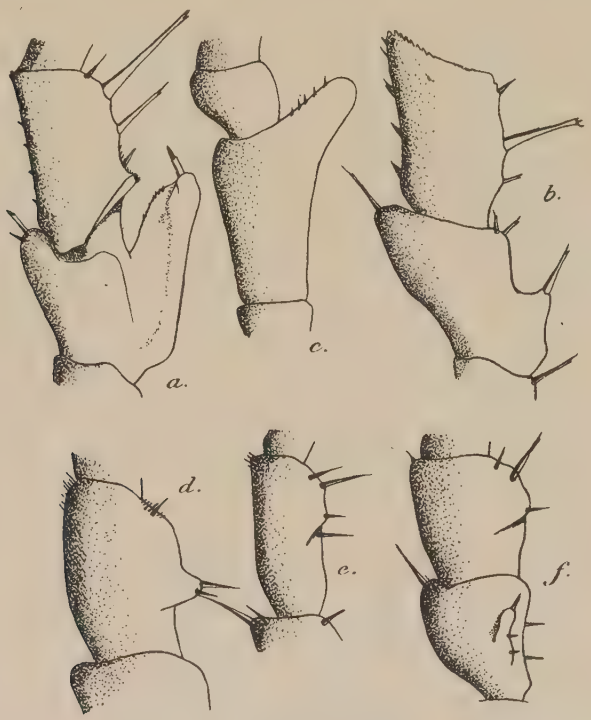


Fig. 11 *bis*. — *Trichoniscinæ*. 7e PÉRÉIOPODE MÂLE. *a* : *Androniscus dentiger* Verh. (× 48) ; *b* : *Phyltoniscus braunsi* Purcell (d'après Barnard) ; *c* : *Nesiotoniscus corsicus* Rac. (d'après Rac.) ; *d* : *Trichoniscus* (*Stylohylea*) *fagorum* Verh. ; *e* : *T. matulici* Verh. ; *f* : *T. plitvicensis* Verh. (d'après Verh.).

dans la partie déprimée du biseau et s'appuie latéralement, du côté interne, contre une petite saillie.

d) *Différenciations sexuelles du péréiopode 7 chez d'autres genres.* — On connaît environ 150 espèces européennes réparties dans une vingtaine de genres pour la sous-famille des *Trichoniscinæ*. Chez nombre d'espèces le péréiopode 7 des mâles est différencié sexuellement.

Un premier groupe d'espèces, très nombreuses, présentent uni-

quement une apophyse sur le méropodite sans que le carpopodite soit différencié sexuellement.

L'apophyse peut être proximale et petite, en forme de crochet : *Trichoniscoïdes sarsi* Patience, *T. sarci meridionalis* Legrand, *T. cadurcencis* Vandel, *T. cadurcensis furcillatus* Legrand (fig. 11*b*), de même pour toutes les espèces appartenant au genre *Hyloniscus* Verhoeff (une douzaine).

L'apophyse peut être beaucoup plus développée, non plus en forme de crochet mais de dent ou de bosse : *Nesiotoniscus corsicus* Racovitza (fig. 11 *bis b*) ; *Estereloniscus bernardi* Vandel, *Oritoniscus eremitus* Carl, *Oritoniscus vandeli* Legrand.

Chez *Phylloniscus braunsi* Purcell, trichoniscide termitophile africain, l'apophyse du méropodite, par sa forme et sa taille, rappelle beaucoup celle d'*Androniscus* (fig. 11 *bis c*).

Dans un deuxième groupe d'espèces seul le carpopodite est différencié sexuellement. Il présente, soit dans sa partie médiane, soit dans son tiers distal, suivant les espèces, un bourrelet très voisin de celui d'*Androniscus*.

Appartiennent à ce groupe : *Trichoniscus (Stylohylea) bosniensis* Verhoeff, *T. (Stylohylea) fagorum* Verhoeff, *T. matulici* Verhoeff (fig. 11 *bis d*, *e*). Enfin dans un dernier groupe d'espèces auquel appartiennent les espèces du genre *Androniscus*, le carpopodite et le méropodite présentent tous deux des différenciations sexuelles.

Chez *Trichoniscus plitvicensis* Verhoeff le carpopodite présente un gros bourrelet presque médian et le méropodite une apophyse latérale interne, longue et étroite, dont l'extrémité atteint le tiers distal de l'article. Toute préhension est impossible vu le faible développement de l'apophyse du méropodite et sa position latérale (fig. 11 *bis f*).

En résumé : dans la famille des *Trichoniscinæ les espèces appartenant au premier groupe présentant l'élément proximal, plus ou moins développé, d'une pince préhensile ; les espèces appartenant au deuxième groupe offrent au contraire l'élément distal d'une pince, quant aux espèces du troisième groupe, chez lesquelles coexistent les deux sortes de différenciations, la pince préhensile n'est réalisée que lors d'une disposition heureuse et d'un développement suffisant de l'un et l'autre de ces éléments.*

Au sujet de la pince préhensile de *Trichoniscoïdes cadurcensis furcillatus*, *il semble bien que les deux éléments de cette pince*

soient apparus simultanément et brusquement. En effet cette espèce, par de nombreux caractères : forme des pléopodes copulateurs, apophyse du méropodite du péréiopode 7, se rattache au groupe de *Trichoniscoïdes sarci* dans lequel ni l'une ni l'autre de ces différenciations ne sont connues. Je l'avais prise au premier abord pour une variété de *Trichoniscoïdes sarci meridionalis* Legrand. Il en est de même d'ailleurs de toutes les espèces de *Trichoniscinæ* portées à ma connaissance : aucune ne présente de différenciations analogues à l'apophyse conique du propodite de cette espèce. Quant à la forte soie du bord distal du carpopodite, à part son orientation particulière, elle constitue une formation fréquente chez les mâles de la famille des *Trichoniscidæ*.

4. — ***Caractères sexuels secondaires des* Armadillidiidæ.**

a) *Pince préhensile d'Eluma purpurascens B. L.* — Chez cette espèce le péréiopode 7 des mâles présente dans l'angle distal interne de l'ischiopodite une longue apophyse conique orientée dans le prolongement de la face ventrale de l'article. Le méropodite offre dans l'angle proximal interne une apophyse de même forme mais moins longue, dirigée en sens contraire de la précédente. L'ensemble de ces deux différenciations figure une pince préhensile rudimentaire (fig. 12*a*).

b) *Différenciations sexuelles du péréiopode 7 chez d'autres genres.* — Chez de nombreuses espèces appartenant au genre *Armadillidium*, qui compte près d'une centaine d'espèces et est très voisin du genre *Eluma*, on trouve sur le péréiopode 7 des mâles, et à la même place, des différenciations analogues aux apophyses décrites chez *Eluma*. Dans un premier groupe d'espèces seul l'ischiopodite est différencié sexuellement.

Chez *Armadillidium vulgare* Latreille une longue apophyse cônique, soudée au méropodite sur toute sa longueur s'insère à quelque distance de l'angle distal interne de cet article (fig. 12*c*).

Chez *A. fallax* Brandt l'apophyse occupe l'angle distal interne et sa pointe est libre.

Chez *A. bifidum* Dolffus, *A. jonicum* Strouhal, *A. dentiferum* B. L. (fig. 12*d*), *A. halophilum* Dolfus ; l'apophyse est entièrement libre et très semblable à celle d'*Eluma*.

Dans un deuxième groupe d'espèces comprenant entre autres

A. opacum Koch (fig. 12*b*), *A. sulcatum* M. Edw., *A. klugii* Brandt, le méropodite est seul différencié et présente dans son angle proximal interne une apophyse analogue à celle d'*Eluma*.

La coexistence des deux différenciations n'est réalisée que chez *Eluma*, genre ne comptant qu'une seule espèce. *Eluma purpuras-*

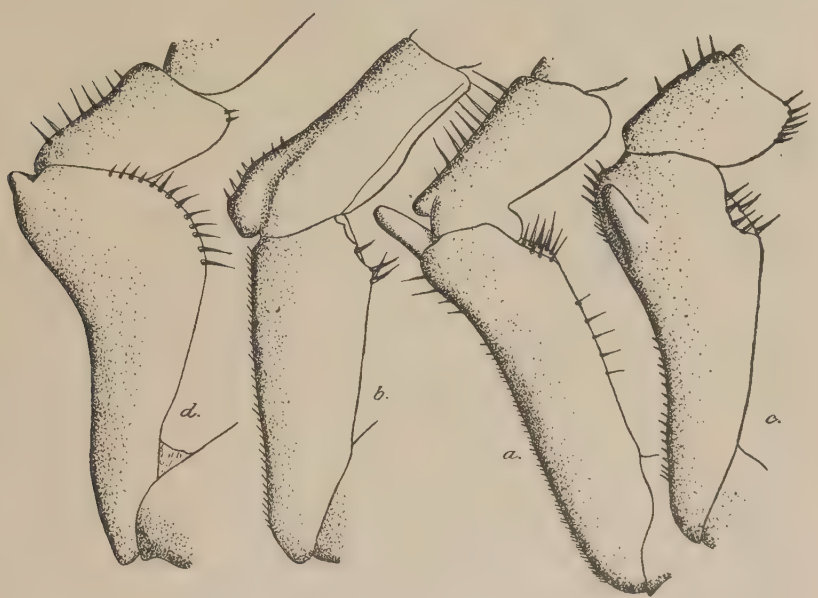


Fig. 12. — *Armadillidiidæ*. 7e PÉRÉIOPODE MALE. *a* : *Eluma purpurascens* B. L. ; *b* : *Armadillidium opacum* Koch ; *c* : *A. vulgare* Latr. ; *d* : *A. dentiferum* B. L. (× 43).

cens. L'étude des caractères sexuels secondaires du péréiopode 7 chez la famille des *Armadillidiidæ* nous conduit donc à la même conclusion que précédemment : *la pince préhensile d'Eluma purpurascens est constituée par la présence simultanée de différenciations que l'on observe indépendamment, sur les mêmes articles et à la même place, chez de nombreuses espèces voisines.*

II. — Mode de fonctionnement des pinces préhensiles.

Tous les auteurs qui ont étudié ces pinces s'accordent pour dire qu'elles servent au mâle à se maintenir sur la femelle pendant l'accouplement. Il est un fait certain que j'ai vérifié par l'observa-

tion de nombreuses colonies d'*Androniscus dentiger*, d'*Haplophtalmus danicus* et d'*Eluma purpurascens*, c'est que ces pinces ne sont jamais utilisées dans d'autres circonstances.

Le péréiopode 7 qui les présente se comporte comme une patte locomotrice ordinaire. Il y a mieux : si on introduit un fragment mince quelconque entre les mors de cette pince, l'animal ne la referme jamais, alors que le réflexe de fermeture est facilement déclanché chez un crabe par exemple par un procédé analogue.

A vrai dire personne n'a observé leur fonctionnement. La copulation des Oniscoïdes n'avait été observée jusqu'ici que par Schöbl (1880) qui la décrit chez *Porcellio scaber* en ces termes (p. 130) : « Ils (les mâles) tourbillonnent tumultueusement autour des femelles surtout si celles-ci sont en minorité, et les palpent avec leurs antennes. Finalement la femelle est renversée sur le dos, et, pendant l'accouplement, les deux individus sont placés ventre à ventre. L'accouplement dure relativement très longtemps, souvent plusieurs minutes ; j'ai même observé des exemplaires qui restèrent en position pendant 17 minutes. Il est probable que l'accouplement se renouvelle plusieurs fois dans l'espace de quelques jours ».

Mes observations sur *Porcellio lævis* confirme les dires de Schöbl relativement à la position ventre à ventre pendant l'accouplement. Il est probable d'ailleurs que l'accouplement a lieu ainsi chez tous les Oniscoïdes étant donné la position médio-ventrale des orifices femelles. Au cours de cet accouplement les pattes antérieures, qui présentent chez de nombreuses espèces des brosses de soies acérées ou d'écailles servent au mâle à maintenir la femelle, de même que les pattes médianes. Les pattes postérieures, et principalement la 7^{e}, servent alors de point d'appui permettant au mâle de se soulever lors de l'érection de stylets copulateurs. Le mode de fonctionnement de la pince doit consister à accrocher une aspérité fixe quelconque du corps de la femelle. J'ai essayé de voir quelles étaient les possibilités de prise de ces pinces en les faisant manœuvrer sous le binoculaire. Les résultats semblent confirmer l'hypothèse d'un appui fixe car toutes les pinces décrites, d'ouverture trop faible, sont incapables de saisir une quelconque partie des appendices ; par contre l'écartement de leurs branches correspond, avec un jeu suffisant, à l'épaisseur marginale des pleurépimères. C'est donc probablement en s'accrochant au moyen de leur pince à un pleurépimère thoracique de

la femelle que les mâles prennent appui lors de la copulation. Mais lorsqu'on examine de plus près ces possibilités d'accrochage, on est frappé par le fait que la partie distale de la pince ne doit pas être d'une grande utilité car elle ne peut avoir aucune prise sur la chitine dorsale lisse des pleurépimères. Un simple crochet proximal pourrait suffire. C'est d'ailleurs ce que présentent, comme nous l'avons vu, de nombreuses espèces. Le simple accolement de la partie distale du péréiopode contre la surface tergale du pleurépémère et du tergité suffit à compléter l'accrochage.

L'examen détaillé de la pince d'*Androniscus dentiger* révèle également la présence de nombreux détails inutiles tels le butoir dorsal du carpopodite dont les 3/4 ne font face à aucune formation ; le creusement du carpopodite, enfin la forme en cuillère de la dent du méropodite qui ne peut correspondre à la préhension de saillies cylindriques. La pince d'*Androniscus* donne l'impression au cours d'un examen sommaire, d'être adaptée à la préhension d'appendices, alors que ses dimensions et sa faible ouverture ne lui permettent que d'accrocher une arête mince comme pourrait le faire un simple crochet.

Or les détails qui constituent cette pince sont des caractères sexuels secondaires ; il ne manque pas parmi la foule de ces caractères d'autres exemples d'inutilité manifeste qui sont sans doute l'expression d'un chimisme particulier au sexe mâle.

DEUXIÈME PARTIE

DÉVELOPPEMENT ET MÉCANISME DE FORMATION DES COAPTATIONS OBSERVÉES

Ce chapitre est d'une importance capitale pour la compréhension des coaptations. Il a malheureusement été délaissé ou peu approfondi par les auteurs, pour de nombreuses coaptations connues chez d'autres groupes d'animaux.

L'étude expérimentale du mécanisme de formation de ces dispositifs a été particulièrement négligée. On ne peut citer qu'une expérience de Mlle Macquart (1936) sur le développement indépendant de la gouttière du propodite du 2e gnathopode d'*Orchestia* et une autre de Cuénot (1925) sur la régénération de la patte antérieure des Phasmes, à propos de la coaptation tête fémur. Ces deux expériences ont conclu, trop rapidement peut-être, à une formation indépendante des détails antagonistes sans tenir compte de leur degré de perfection avant leur entrée en contact.

Deux opinions s'affrontent au sujet de ce mécanisme de formation : la première soutenue par Cuénot et Poisson qui concluent : « les arrangements coaptatifs sont préparés avec tous leurs détails chez l'embryon ou la larve » (Cuénot et Poisson 1926, p. 464), opinion reprise par Corset qui note « La perfection minutieuse avec laquelle se prépare une pièce coaptante dans sa gaine larvaire » (1931, p. 239). La deuxième soutenue par Marmet, Kolmann et Hovasse, qui nient cette préparation minutieuse des pièces et estiment que la coaptation se termine par un moulage réciproque des pièces au moment de leur entrée en contact.

Seule l'étude expérimentale du mécanisme de formation des coaptations nous permettra de statuer de façon certaine.

CHAPITRE PREMIER. — COAPTATION APOPHYSE GÉNITALE-ENDOPODITES 1

Cette étude a été délaissée par les auteurs. Elle nécessite en effet l'observation des coupes transversales sériées rendue difficile par la petitesse des organes et la facilité de leur disjonction. Seul le développement de la coaptation des *Oniscoïdea* supérieurs a été étudié ici. Le type choisi est *Porcellio dilatatus* dont j'ai pu suivre mue par mue la croissance de la naissance à l'état adulte.

1. — Différents stades du développement.

Le développement de la coaptation s'effectue en l'espace de quatre mues séparées par des intervalles de 10 à 20 jours.

L'apophyse génitale apparaît à la *4e mue* sous la forme d'une minuscule saillie semi-circulaire de la partie médiane de la membrane reliant le 7e stermite thoracique au 1er stermite abdominal. Parallèlement les endopodites 1 s'allongent légèrement, tout en conservant la forme triangulaire qui caractérise les stades précédents et qui se perpétue sans grands changements chez les femelles. Les endopodites encadrent l'apophyse génitale. La moitié proximale de leur face interne entre en contact avec cet organe.

Examiné en coupes transversales sériées l'ensemble des trois organes offre l'aspect suivant : l'apophyse génitale présente une section triangulaire isocèle, dont les côtés sont accolés à la face interne des basipodites 1, puis des endopodites 1. Il s'agit là d'une *coaptation par juxtaposition* (fig. 13*a*).

Les canaux déférents, visibles dans les coupes proximales, s'estompent peu à peu dans les coupes suivantes : leur lumière centrale diminue et disparaît peu avant l'extrémité de l'apophyse. A ce niveau il n'y a plus à proprement parler de coaptation ; les endopodites 1 n'entrent en contact avec l'apophyse que par leur angle sternal-interne.

A la mue suivante — *la 5e* — les endopodites 1 et l'apophyse génitale s'allongent. L'apophyse se présente sous la forme d'une languette arrondie à son extrémité qui arrive au niveau du bord distal des exopodites 1. Les endopodites 1 n'ont encore à ce stade

que la forme d'une simple lame triangulaire très étirée. Sur une petite portion de leur surface ventrale une mince rainure court le long du bord interne. Dans cette rainure vient se loger le rebord correspondant de l'apophyse génitale. En coupe transversale cette dernière apparaît triangulaire au niveau des basipodites, ses côtés sont accolés à la face interne de ces articles. Au niveau des endopodites, dans la partie proximale, la partie ventrale aplatie de l'apophyse fait légèrement saillie sur la face interne des endopodites. C'est la première amorce du bouclier. Celui-ci se continue jusqu'à l'extrémité de l'apophyse en s'individualisant de plus en

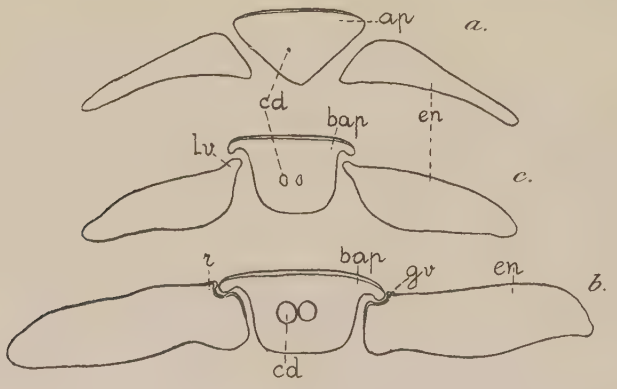


Fig. 13. — *Porcellio dilatatus*. Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 (Coupes transversales). *a* : 4e mue (× 214); *b* et *c* : 5e mue (× 166) ; mêmes notations que figure 1.

plus. Au niveau de la rainure submarginale des endopodites, qui présente en coupe l'aspect d'une encoche, le bord du bouclier est recourbé et se loge dans l'encoche. Au niveau de l'extrémité de la rainure l'angle ventral interne des endopodites présente en coupe l'aspect d'un condyle dont la tête est régulièrement arrondie. L'encoche, très réduite, est située à la base du condyle (fig. 13*b* et *c*).

A ce stade les trois organes sont donc reliés par une *coaptation par engrenage*. Il est à noter que les canaux déférents ne s'ouvrent toujours pas à l'extrémité de l'apophyse : leur lumière centrale disparaît peu avant cette extrémité.

Chez certains individus, de taille plus forte, les endopodites 1 plus allongés présentent une ébauche de différenciation du côté

dorsal sous la forme de stries convergeant vers la pointe de l'article. L'apophyse, plus effilée, a une forme de fer de lance. Les bords de son bouclier pénètrent dans une rainure qui s'étend sur une plus grande longueur des endopodites : la moitié environ de leur course.

A la *6*e *mue* l'apophyse génitale prend sa forme définitive : bouclier en fer de lance, corps de l'apophyse globuleux terminé par une languette mince dépassant légèrement la pointe du bouclier. De même les endopodites 1 ont acquis la forme adulte et se terminent par un stylet effilé présentant du côté dorsal une gouttière spermatique bien individualisée. A ce stade apparaît dans la région proximale de cette gouttière le début de la rangée de soies en dent de scie (*Führungssäge* de Verhoeff). Le long du bord interne apparaissent les lamelles latérales creusées par une gouttière où se logent les bords recourbés du bouclier de l'apophyse génitale.

Examinée en coupe transversale la coaptation est très voisine de celle qui a été décrite chez l'adulte. La section des lamelles latérales affecte la forme d'un condyle à tête recourbée mais la base de celui-ci n'est pas étranglée entre le rebord du bouclier et le corps de l'apophyse : il y a simplement *engrenage* et non assemblage des trois organes.

A la *7*e *mue* se complètent les différenciations amorcées précédemment : la gouttière spermatique dorsale est bordée du côté interne par une crête coiffée de soies acérées agglutinées en paquets.

C'est à cette mue que débouchent à l'extérieur les canaux déférents de part et d'autre de la pointe du bouclier de l'apophyse génitale à la base de la languette terminale.

Les trois organes sont *coaptés partiellement par assemblage :* une fois accolés, il devient impossible au bout de quelques jours de les séparer avec une aiguille sans déchirer la lamelle latérale des endopodites. Sur l'animal vivant du moins car sur des animaux conservés dans l'alcool les trois organes sont aisément séparés. Il semble qu'intervient, en plus de l'assemblage restreint à une zone encore peu étendue, un collage des trois organes par une substance visqueuse sécrétée par les glandes cutanées très abondantes chez les Oniscoïdes.

La 7e mue coïncide également avec l'apparition de la forme adulte des endopodites 2. Par contre aucun caractère sexuel secon-

daire n'est encore visible sur les péréiopodes. Les brosses de soies des péréiopodes 1 et 2 apparaissent à la mue suivante, tandis que les 3e et 7e péréiopodes ne se différencient qu'à la 9e mue.

En résumé, l'étude du mode de développement de la coaptation nous a montré :

1° *Une succession dans le temps chez un même individu des trois formes de coaptation observées chez certaines espèces à l'état adulte :* coaptation par juxtaposition, coaptation par engrenage, coaptation par assemblage. Il semble donc exister un certain parallélisme entre le développement ontogénique et l'évolution phylogénique de la coaptation.

2° *Une évolution simultanée des différenciations antagonistes des endopodites 1 et de l'apophyse génitale.* Ces formations apparaissant au contact l'une de l'autre, il semblerait que leur naissance ne pose pas de problème comparable à celui qu'ont signalé Cuénot et Corset (1931) chez les Insectes. Je reviendrai sur ce point lors de l'étude du mécanisme de formation des coaptations.

2. — Mode d'assemblage des organes chez l'adulte.

Cette étude a pour but de voir comment s'assemblent les formations antagonistes débarrassées de leur exuvie au moment de chaque mue. Il suffit pour cela de pratiquer des coupes transversales immédiatement après le rejet de l'exuvie et de les comparer à des coupes effectuées chez des individus semblables sacrifiés à des intervalles de temps réguliers après le rejet de l'exuvie.

Au sortir de l'exuvie les endopodites 1 et l'apophyse, de même que tous les appendices, sont mous et élastiques. Si on saisit un endopodite 1 avec une pince on constate qu'il peut s'étirer sur une grande longueur avant de se rompre. Il en est de même de l'apophyse génitale. Les trois organes demeurent pendant un certain temps côte à côte puis entrent en contact.

Les coupes transversales pratiquées dans les trois organes *dès le rejet de l'exuvie* montrent que ceux-ci sont chiffonnés et faiblement chitinisés (fig. 14).

Le contour des endopodites dans la partie distale de la lamelle latérale offre cependant l'aspect d'un condyle plus ou moins régulièrement arrondi et garni de dents d'engrenage. Le contour est

beaucoup plus irrégulier dans la partie moyenne où la lamelle latérale n'est que grossièrement dessinée.

L'apophyse génitale présente un bouclier à bords très recourbés, même à des niveaux où ces bords seront droits lors de la coaptation définitive. Ceci provient du fait que l'apophyse est recroquevillée sous l'exuvie trop étroité pour elle.

L'aspect des coupes de ces mêmes organes prélevés sur un individu sacrifié *24 heures après le rejet de l'exuvie postérieure* est tout différent. Les trois organes sont gonflés et ont pris leurs contours définitifs; l'apophyse génitale est coaptée avec les endopodites. La coaptation n'est cependant pas encore définitive car la chitine, quoique plus épaisse, n'est pas encore dure ; les trois organes

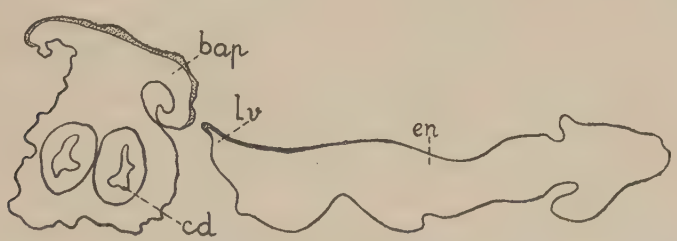


Fig. 14. — *Porcellio dilatus*. COAPTATION APOPHYSE GÉNITALE-ENDOPODITES 1 (Coupe transversale) immédiatement après la mue; mêmes notations que figure 1 (× 102).

sont simplement engrenés et peuvent être facilement séparés. Par contre *48 heures après le rejet de l'exuvie* l'assemblage est parfait : on ne peut le rompre sans un effort capable d'entraîner une déchirure du rebord du bouclier ou des lamelles latérales des endopodites.

On peut donc envisager trois temps dans la reconstitution de la coaptation après chaque mue :

1er *temps :* les organes mous, déformables, à contours irréguliers s'accolent l'un à l'autre.

2^{e} *temps :* sous la poussée du sang les organes prennent leurs contours définitifs en s'emboîtant l'un dans l'autre, tandis que se poursuit le travail des cellules chitinogènes commencé sous l'exuvie.

3^{e} *temps :* le travail des cellules chitinogènes s'achève et les différents organes acquièrent leur épaisseur et leur dureté définitives.

Ces trois temps sont exactement ceux qu'a observés Corset (1931) lors de l'assemblage des diverses pièces entrant en coaptation chez les insectes à métamorphoses incomplètes ou complètes.

3. — Étude expérimentale du développement.

L'étude du développement normal nous a montré que les parties antagonistes se différenciaient côte à côte, ce qui suggère un moulage réciproque. Il est cependant impossible de déceler ainsi le mécanisme de formation de chacun des détails complémentaires. L'accolement des organes antagonistes est trop rapide et même si on parvient à en surprendre la forme avant que le contact soit réalisé, l'aspect chiffonné de chacun d'eux ne nous renseigne pas sur leur forme propre. Nous ignorons également dans quelle mesure cette forme est déterminée par l'enveloppe exuviale : chaque détail ne présente-t-il pas une forme propre, de nature héréditaire, modifiée au moment de la mue par l'accolement réciproque des deux ébauches ?

Ces questions seront résolues : par l'étude du développement et de la régénération de chaque organe en l'absence de son vis-à-vis et par l'étude du déploiement indépendant de ces mêmes organes lors d'une mue de l'adulte.

a) *Développement indépendant de chaque organe.* — Pour étudier le développement de chaque organe en l'absence de son vis-à-vis il suffit de prélever celui-ci à la 4e mue, immédiatement après le rejet de l'exuvie, et de renouveler cette opération à chaque mue sur le régénérat.

Pour l'étude du développement de l'endopodite 1 il suffit d'arracher l'apophyse génitale en prélevant du même coup une part importante des canaux déférents : si l'opération a réussi l'apophyse génitale ne régénère pas. Si au contraire les canaux déférents ont été faiblement atteints, l'apophyse régénère plus ou moins et sa partie terminale coïncide avec l'extrémité du régénérat des canaux déférents. Il est d'ailleurs indifférent qu'un seul canal ou les deux régénère. Cette modalité de régénération montre bien que l'apophyse génitale n'est constituée que par le refoulement en doigt de gant de la membrane reliant le péréion au pléon sous l'influence de la croissance des canaux déférents. Ce refoulement ne peut d'ail-

leurs s'expliquer par une action purement mécanique. Il est possible qu'il s'agisse d'une induction locale tardive persistant chez l'adulte. La question est à l'étude.

α. *Apophyse génitale.* — Le développement indépendant de cet organe a été suivi sur de nombreux individus de la 4e à la 7e mue. L'aspect des coupes transversales à la 7e mue est le suivant (fig. 15*a*) : le bouclier a la forme d'une large lame dont la surface ventrale est parfaitement plane. Le corps de l'apophyse s'insère sur la face dorsale à angle droit de celle-ci, nettement en retrait du bord libre et rectiligne du bouclier et présente une forme générale grossièrement parallélipipédique. *Il apparaît donc que le bouclier est un détail héréditaire, indépendant du contact des endopodites. Par*

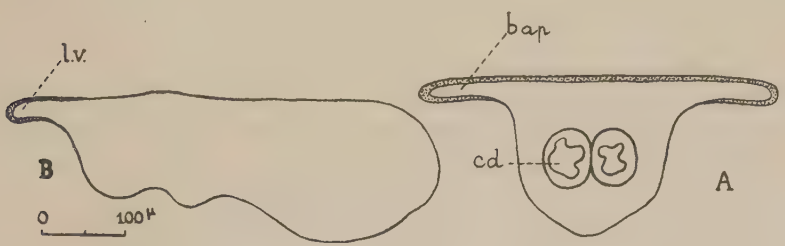


Fig. 15. — *Porcellio dilatatus.* Développement indépendant : A : de l'apophyse génitale ; B : de l'endopodite 1 (mêmes notations).

contre sa convexité ventrale et l'enroulement de ses bords, de même que l'aspect globuleux du corps de l'apophyse délimitant ventralement une anse étroite à demi fermée par le crochet du bouclier, sont des détails somatiques, consécutifs à l'action des endopodites 1.

β. *Endopodites 1.* — L'apophyse génitale a été prélevée à la 4e mue avec une partie des canaux déférents, ainsi que l'endopodite symétrique. Le régénérat de celui-ci a été reprélevé à chaque mue. La structure de l'endopodite symétrique, observée chez les individus parvenus à l'état adulte, est la suivante : l'endopodite présente du côté interne un étirement de l'angle ventral ayant l'aspect d'un condyle à tête régulièrement arrondie et garnie de dents d'engrenage dans la partie distale. Comparé à un endopodite normalement coapté avec l'apophyse génitale il en diffère par l'absence de crête et de gouttière ventrale et par l'absence d'enroulement du bord interne de la lamelle latérale (fig. 15*b*). *Il apparaît donc que*

la lamelle latérale et ses dents d'engrenage sont des caractères héréditaires, tandis que la forme en crochet, l'encoche et le redent chitineux ventral, visibles sur une coupe transversale de l'endopodite coapté, sont des détails somatiques, consécutifs à l'action de l'apophyse génitale.

b) *Régénération indépendante de chaque organe.* — L'endopodite 1 prélevé sur un individu suffisamment jeune reprend son aspect normal au bout de la 3e mue de régénération. Il en est de même de l'apophyse génitale si on la sectionne au ras de sa base avec des ciseaux-pince pour éviter de prélever les canaux déférents. Comme il fallait s'y attendre les résultats de cette étude ont été identiques à ceux de l'étude du développement indépendant. La combinaison de ces deux méthodes permet donc un contrôle des résultats.

c) *Déploiement indépendant des organes chez l'adulte.* — Si on prélève chez l'adulte, un peu avant une mue quelconque soit, les deux endopodites 1 soit l'apophyse génitale et un endopodite, les organes sectionnés ne régénèrent pas. On peut donc examiner au bout de quelques jours la forme de l'organe resté intact et déployé en l'absence de son vis-à-vis, les résultats ont été parfaitement concordants avec ceux du développement indépendant.

La lamelle latérale de l'endopodite 1 présente en coupe transversale l'aspect d'un condyle à tête régulièrement arrondie, sans trace de crochet, d'encoche ni de redent chitineux, l'apophyse génitale a la forme d'un champignon renversé au chapeau aplati, largement étalé, surmonté dans sa partie médio-dorsale d'un pied grossièrement parallélipipédique.

Il apparaît donc que l'*enveloppe exuviale, sur laquelle s'est exercée la pression de la formation antagoniste ne détermine nullement la forme de l'organe nouvellement formé.*

Nous avons vu précédemment qu'au moment du rejet de l'exuvie l'organe affecte une forme rappelant celle de l'enveloppe, du moins pour l'apophyse génitale, *le gonflement postérieur au rejet de l'exuvie efface donc toute trace de cette impression.*

d) *Etude de malformations de la coaptation.* — L'étude de la régénération, du développement et du déploiement indépendants ne nous renseigne qu'imparfaitement sur le mécanisme de formation de chaque détail somatique. N'ayant pu observer de malformations naturelles susceptibles d'éclairer ce problème, j'en ai provoqué en

laissant régénérer un endopodite en présence de l'apophyse génitale demeurée normale ; la différence de taille des deux organes antagonistes entraîne fréquemment des malformations.

Chez ces individus observés à la deuxième mue de régénération de l'endopodite les coupes transversales sériées montrent que le bord du bouclier, appliqué contre la face ventrale de l'endopodite mais non coapté, est enroulé sur lui-même et présente l'aspect d'un crochet fermé, la lamelle latérale de l'endopodite, accolée au corps de l'apophyse présente, malgré l'absence de coaptation, la forme d'un condyle recourbé en crochet avec une encoche et un redent chitineux. L'encoche étant trop petite, ne peut loger le bord recourbé du bouclier.

Cette disposition ne peut donc être impliquée à la pression des bords du bouclier ; il faut que dans ce cas et sans doute lors de la coaptation normale, *l'enroulement de la lamelle latérale et la formation de l'encoche proviennent de l'écrasement de la lamelle latérale par le corps de l'apophyse génitale*. Le redent situé à la base de la lamelle ne peut provenir que d'une réaction de la partie globuleuse de l'endopodite, indéformable, servant de butoir à la lamelle du côté externe. La lamelle latérale, partie mince et déformable, serrée entre deux masses rigides, se plisse en accordéon. Il est également probable que la courbure des bords du bouclier est provoquée lors de la coaptation normale par leur butée contre le redent chitineux ventral de l'endopodite.

L'existence de la poussée latérale consécutive au gonflement des organes postérieur au rejet de l'exuvie est facilement mise en évidence ; les deux organes sont quelquefois coaptés malgré la différence de taille, ils ne sont pas parallèles à la face ventrale du pléon, mais obliques, dressés l'un contre l'autre, l'apophyse étant inclinée du côté où manque l'endopodite symétrique du régénérat. Il est à remarquer également que, dans ce cas, la surface ventrale du bouclier n'est pas convexe, mais plane. Cette convexité caractéristique de la coaptation normale témoigne de la pression qui s'exerce de part et d'autre du bouclier. Cette formation très chitinisée, serrée entre les deux redents chitineux, est suffisamment rigide pour ne pas se plisser mais prend par contre une forme arquée, convexe chez *Porcellio dilatatus*, concave chez d'autres espèces (*Mesoporcellio lævis* Latr. par exemple).

4. — *Conclusion.*

Malgré qu'ils apparaissent côte à côte les détails constitutifs de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 ne se constituent pas moins *indépendamment l'un de l'autre* dans l'intervalle des mues.

Lors du rejet de l'enveloppe exuviale leur ensemble se présente sous une forme qui ne rappelle que de loin la coaptation définitive mais qui figure cependant un début de coaptation. L'angle rentrant formé par la face dorsale du bouclier et le flanc du corps de l'apophyse reçoit la lamelle latérale ventrale de l'endopodite correspondant ; il s'agit là d'un engrenage grossier. Je désignerai cette coaptation primitive sous le nom de *formes correspondantes*, reprenant le terme de Kollmann (1937).

L'accolement immédiat des deux détails complémentaires, *la pression réciproque qu'ils exercent l'un sur l'autre par suite de leur gonflement et enfin leur augmentation en épaisseur lors du dépôt des strates de chitine transforment cette coaptation grossière en coaptation définitive*. De nouveaux détails naissent et les contours se moulent réciproquement.

La coaptation définitive est d'autant plus ferme que la pression réciproque est plus grande, c'est-à-dire que les détails complémentaires : bouclier de l'apophyse génitale et lamelles latérales des endopodites 1 sont plus développés.

C'est le développement progressif de ces détails qui rend compte de la transformation de la coaptation au cours de son développement et de ses différents aspects chez l'adulte suivant le niveau considéré :

— simple *juxtaposition* lorsque ni le bouclier ni les lamelles latérales ne sont développés, il est probable que dans ce cas la seule pression réciproque adapte des organes de forme quelconque ou très grossièrement correspondants ;

— *emboîtement* lorsque le bouclier est seul développé (au niveau proximal de l'endopodite chez les *Crinocheta* supérieurs et chez *Alpioniscus ; Androniscus ; Haplophthalmus*) ou lorsque, le bouclier étant absent, l'apophyse est serrée dans une gouttière délimitée par les lamelles latérales ventrales et dorsales (*Titanethes*, *Hyloniscus* ; partie proximale et distale de la coaptation de

Scyphax), il apparaît nettement que dans ce cas l'organe indifférencié se moule sur l'organe différencié ;

— *engrenage* lorsque le bouclier et les lamelles latérales sont présents simultanément ;

— *assemblage* lorsque ces détails complémentaires sont très développés (zone médiane de la coaptation des *Crinocheta* supérieurs).

CHAPITRE II. — COAPTATION D'ACCROCHAGE DES ENDOPODITES 1

1. — Développement de la coaptation.

Faute d'élevages le développement mue par mue n'a été suivi chez aucune espèce. J'ai dû me contenter de l'examen des jeunes de taille croissante chez *Oritoniscus flavus* et *Trichoniscus provisorius*. Chez les tout jeunes ♂ les endopodites 1 sont parfaitement séparés et les angles dorsaux internes s'affrontent simplement de part et d'autre du plan médio-ventral. Leur section est alors identique à celle qu'on observe chez *Titanethes* par exemple : il n'y a aucune indication des différenciations anatomiques entrant en coaptation chez l'adulte. Il semble que la coaptation intervienne chez *Oritoniscus flavus* à un stade plus précoce que chez *Trichoniscus*.

Chez *Oritoniscus* les endopodites 1 ne sont d'abord réunis que par un simple engrenage qui se transforme partiellement en assemblage chez l'adulte.

2. — Mécanisme de formation de la coaptation.

Malgré l'absence d'étude expérimentale il m'a été possible grâce à l'observation d'une malformation chez *Deto echinata*, d'émettre à ce sujet des hypothèses qu'une étude actuellement en cours s'efforcera de vérifier.

J'ai trouvé un individu chez lequel une des lamelles dorsales-internes au lieu de pénétrer dans l'encoche de l'article symétrique, était étroitement repliée sur elle-même par la pression de la lamelle antagoniste (fig. 4*g*). Il apparaît donc que l'angle dorsal-interne de chaque endopodite doit présenter, indépendamment de

tout contact avec son symétrique, une scissure médiane délimitée par les deux lamelles dorsales. D'après l'examen des coupes distales des endopodites normalement coaptés il apparaît nettement que les lamelles sont parfaitement symétriques. Chez *Oritoniscus* la scissure médiane découpe des lamelles égales. Chez *Deto* la lamelle externe est plus grande que l'interne, mais dans les deux cas lamelles droites et lamelles gauches sont semblables deux à deux. Ce résultat concorde d'ailleurs parfaitement avec ce que Corset a observé à propos des élytres des insectes.

Il est probable qu'avant le contact chaque lamelle est plane et que l'enroulement de ses bords est occasionné par l'écrasement réciproque des deux articles lors du gonflement postérieur à la mue. La réalisation de l'assemblage ne peut dépendre que d'une pression plus forte consécutive au rapprochement des articles symétriques et au plus grand développement des lamelles.

Quant au chevauchement d'un article par l'autre qui varie d'un individu à l'autre (individus droits ou gauches) il ne peut être déterminé que par les différences dans la rapidité de déploiement ou de mise en place qui sont certainement accidentelles.

Quant à la coaptation observée chez *Trichoniscus provisorius* ; il est probable, étant donnée la nature symétrique des formations antagonistes, que la scissure de l'angle dorsal interne droit ou gauche est déterminée par la pression de l'angle symétrique plus rapidement déployé. Il en est certainement de même de l'encoche observée chez *Androniscus dentiger*.

Une confirmation sera donnée plus loin de la validité de cette hypothèse par la réalisation expérimentale de coaptations analogues.

3. — Conclusion.

Il semble donc que la coaptation d'accrochage des endopodites 1 se réalise de deux façons : l'une à partir de l'antagonisme de deux angles dorsaux internes bifurqués (*Oritoniscus*, *Deto*), l'autre à partir de l'antagonisme de deux angles dorsaux internes non bifurqués (*Trichoniscus*, *Androniscus*).

Dans les deux cas les formes correspondantes étant des détails portés par des organes symétriques, leur coexistence ne soulève évidemment aucun problème.

Quant à la transformation de ces formes correspondantes en coaptations elle résulte, comme pour la coaptation apophyse génitale-endopodites I, de l'effet du contact c'est-à-dire d'un moulage réciproque. Dans le premier cas (*Oritoniscus*, *Deto*) les formes correspondantes réalisent primitivement une coaptation grossière qui est transformée en coaptation précise par moulage réciproque.

Dans le second cas (*Trichoniscus*, *Androniscus*) la coaptation naît entièrement *de novo* sous l'effet du contact.

CHAPITRE III. — APPAREIL DE RÉTENTION DE L'*APPENDIX MASCULINA*

1. — Développement de la coaptation.

L'étude du développement mue par mue a été effectuée chez *Porcellio dilatatus*. Je l'ai complétée par une étude biométrique de la croissance des deux parties antagonistes chez une espèce très voisine *Porcellio scaber* Latreille.

a) *Etude du mode de développement mue par mue.* — C'est à la *septième mue* que l'exopodite 5 acquiert chez le mâle une partie de ses caractères : son bord interne, convexe au stade précédent, devient rectiligne et la crête submarginale s'amorce dans la région proximale. A cette mue la pointe de l'endopodite 2 parvient au niveau de la moitié de l'exopodite 5.

A la *huitième mue* la crête submarginale est entièrement formée : le toit et un des côtés du tube de rétention existent mais aucune des deux pellicules obturantes n'est encore apparue. L'appareil de rétention n'est donc à ce stade qu'une gouttière où repose la partie terminale de l'endopodite 2 qui en occupe les 4/5.

C'est à la *neuvième mue* qu'apparaissent les pellicules marginales et submarginales, transformant la gouttière en un tube occupé sur toute sa longueur par la partie terminale de l'endopodite 2.

On assiste donc à un développement parallèle des deux parties antagonistes. Le développement de l'appareil de rétention est achevé à la mue correspondant au maximum d'allongement relatif de l'endopodite 2. Mais si au cours de cette dixième intermue les deux parties antagonistes paraissent parfaitement adaptées l'une à l'autre

quant à leur longueur, il n'en est pas de même au fur et à mesure de la croissance ultérieure. On peut observer chez les mâles de forte taille que la pointe de l'endopodite 2 ne parvient plus jusqu'à l'extrémité du tube mais s'arrête à des niveaux variables. Une étude biométrique de la croissance de l'endopodite 2 et de l'exopodite 5 va nous permettre de préciser ce point.

b) *Etude biométrique du développement de la coaptation.* — Les mesures ont été effectuées sur un lot de 200 *Porcellio scaber* de toutes tailles à l'aide d'une platine à charriot munie d'un vernier micrométrique à tambour. Les variables choisies sont, en fonction de la longueur totale du corps (T, mesurée du bord frontal à la pointe du telson) :

1° la distance de la base de l'endopodite 2 à la pointe de l'exopodite 5 : L ;

2° la longueur de l'endopodite 2 : l ;

3° la longueur de l'exopodite 5 : l'.

Les individus ont été groupés en lots de 5/10 de millimètre en 5/10 de millimètre, pour lesquels la moyenne des tailles et des valeurs de L, l, l' a été calculée.

Les courbes ont été tracées en prenant les coordonnées logarithmiques et en portant en abscisses la taille et en ordonnées L, l, l'.

Les résultats ont été bons car l'écart des points hors de chaque tronçon de droite est vraiment minime.

Voici le tableau des chiffres obtenus :

Taille	L	l	l'
4,4	0,85	0,45	
5,21	0,97	0,81	0,46
5,66	1,00	0,86	0,49
6,21	1,12	0,98	0,54
6,66	1,19	1,06	0,57
7,15	1,28	1,13	0,61
7,76	1,38	1,24	0,66
8,2	1,48	1,31	0,71
8,77	1,57	1,37	0,75
9,1	1,64	1,42	0,77
9,66	1,7	1,48	0,82
10,16	1,84	1,54	0,87
10,65	1,91	1,62	0,91
11,27	2,07	1,73	0,97
11,65	2,1	1,75	1,02

On peut constater, d'après l'examen des courbes obtenues (fig. 16) :

1° la croissance presque isométrique de l'exopodite 5 et de la longueur L ;

2° la croissance allométrique de l'endopodite 2, dont la courbe présente deux points critiques dans la partie étudiée.

La croissance des premiers stades n'a pas été étudiée ici. Il est certain qu'elle nous révélerait un troisième point critique corres-

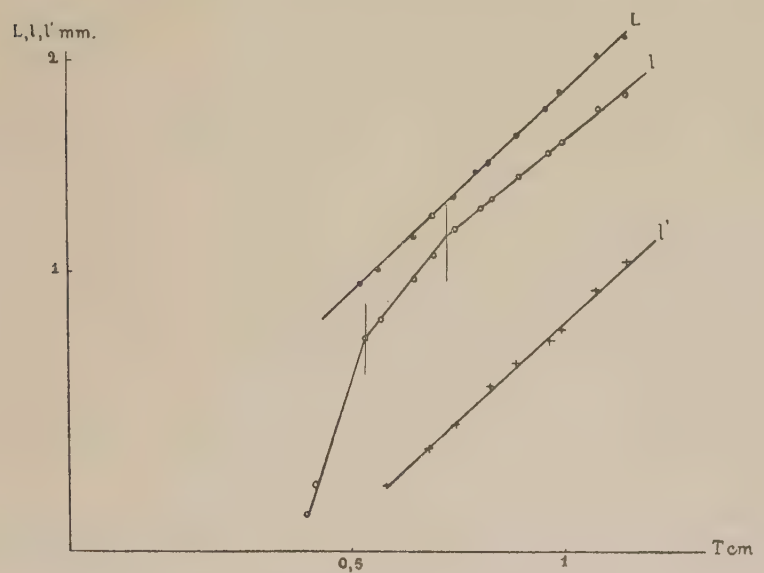


Fig. 16. — Rétention de l'*appendix masculina*.
Etude biométrique du développement, courbes logarithmiques.

pondant au début de la différenciation de l'endopodite. On peut en effet penser que les premières phases de la croissance de l'endopodite (1re, 2e et 3e mues), où rien ne distingue extérieurement les mâles des femelles, correspondent à une allométrie différente dans la croissance de l'endopodite. L'allométrie doit brusquement changer chez les mâles lors de l'allongement des endopodites 1 et 2 (4e mue). Les deux autres points critiques mis en évidence par la courbe correspondent à des tailles de 5 mm. 3 et 6 mm. 9.

La taille de 5 mm. 3 correspond à celle des mâles qui viennent d'effectuer leur septième mue et chez lesquels la coaptation apophyse génitale-endopodites I est parvenue au stade de coaptation

par assemblage. La taille de 6 mm. 9 coïncide avec la taille moyenne des mâles ayant effectué leur *neuvième mue. Cette mue correspond au maximum d'extension relatif de l'endopodite 2 et à l'apparition des pellicules obturant le tube de rétention.* C'est également à cette mue qu'apparaissent les caractères sexuels secondaires des péréiopodes 3 et 7, tandis que se développent ceux des péréiopodes 1 et 2 nés à la mue précédente. Laquelle de ces deux mues est la *mue de puberté ?*

Les mâles sont certainement capables de s'accoupler à la neuvième mue mais ne le sont-ils pas avant, à la septième mue par exemple ? Je ne puis trancher la question qui déborde d'ailleurs du sujet traité. La seule partie de la courbe qui nous intéresse au point de vue de la coaptation est celle qui débute au premier point critique dans la partie étudiée en réalité le deuxième. C'est à partir de ce point critique (7^{e} mue) que commence à se former la gouttière marginale de l'exopodite 5.

Entre la mue 7 et la mue 9 les courbes L et *l* sont convergentes. De fait la pointe de l'endopodite 2 se rapproche de l'extrémité de l'exopodite 5. A partir de la mue 9 les courbes sont au contraire divergentes, ce qui veut dire que l'exopodite 5 et la longueur L croissant plus vite que l'endopodite 2 la pointe de celui-ci s'éloigne de plus en plus de la pointe de l'exopodite, alors que le tube de rétention s'étend toujours jusqu'à cette pointe. *Il existe donc une allométrie entre la croissance du tube de rétention et celle de l'endopodite 2, c'est-à-dire allométrie de croissance entre les deux parties antagonistes de la coaptation.*

D'après la courbe c'est au deuxième point critique (mue 9) que se trouve réalisée l'adaptation maximum entre les deux parties. L'examen de nombreux mâles au stade 10 nous montre en effet des individus, très nombreux, chez lesquels l'endopodite 2 s'arrête un peu avant l'extrémité du tube de rétention, d'autres rares, chez lesquels les deux formations sont exactement adaptées l'une à l'autre, d'autres, également rares, chez lesquels la pointe de l'endopodite 2 dépasse notablement l'extrémité du tube de rétention.

Ces résultats confirment l'indépendance des deux formations antagonistes. *Si la coaptation subsiste au delà de la dixième mue, du moins sa perfection ne cesse de décroître à chaque mue. Le stade parfait n'est réalisé que durant un temps très court : l'intermue séparant la neuvième et la dixième mue.*

2. — Étude expérimentale.

a) *Développement indépendant de l'exopodite 5.* — La première différenciation de l'appareil de rétention apparaissant à la septième mue, l'endopodite 2 a été prélevé chez 20 jeunes à la cinquième ou à la sixième mue et son régénérat détruit à chaque mue. Ces jeunes ont été élevés jusqu'à l'état adulte.

Le résultat a été identique chez tous : l'exopodite 5 développé d'un côté en l'absence de l'endopodite 2 présentait une structure identique à celle de son symétrique développé en présence de l'endopodite correspondant. L'examen *in toto* montre que les pellicules marginales et submarginales, de même que la crête submarginale, sont parfaitement développées. L'examen des coupes transversales sériées montre cependant une légère différence : alors que la face interne dorsale du tube de rétention est légèrement concave chez l'exopodite normal, elle est plane chez l'exopodite développé indépendamment de l'endopodite 2.

b) *Régénération indépendante de l'exopodite 5.* — Je me suis contenté d'observer l'aspect final de la régénération en sacrifiant les individus à la sixième ou septième mue de régénération. Tous les résultats ont été identiques chez les 15 sujets : il est impossible de distinguer, par l'examen *in toto*, les exopodites régénérés en l'absence de l'endopodite 2 des exopodites symétriques régénérés en présence de l'endopodite correspondant. Par contre la même différence apparaît au sujet de la concavité de la face interne dorsale : légère dans le cas de la régénération en présence de l'endopodite, nulle dans le cas contraire.

3. — Conclusion.

La formation du tube de rétention est en grande partie indépendante de la présence de l'endopodite 2. Ce résultat était d'ailleurs prévisible à la suite de l'étude biométrique du développement de la coaptation.

Cependant, si la forme fondamentale du tube de rétention, en dehors de toute action de l'endopodite, est très voisine de la forme coaptée le rôle du contact n'est pas nul. Il est d'ailleurs probable que chez d'autres espèces, telle *Androniscus dentiger*, dont l'endopodite 2 est plus massif, cette influence est plus forte.

Il faut également remarquer que la faiblesse de l'interaction correspond à une faible précision de la coaptation : l'endopodite 2 est loin d'être serré dans le tube de rétention dont deux côtés sont constitués par des pellicules mobiles.

CHAPITRE IV. — EMBOITEMENT DES ENDOPODITES 1 CHEZ LES *SCYPHACIDÆ*

1. *Deto echinata.* — Il n'est pas besoin d'expérimentation pour définir la forme fondamentale des deux parties de la coaptation car leur contact n'entraîne pas de déformation notable : un simple élargissement de la rainure séparant la base de la lamelle ventrale et la crête sur laquelle s'insère la « Führungssäge ».

Chaque endopodite forme donc avec la lamelle latérale ventrale de l'endopodite symétrique une coaptation grossière qui n'évolue pas beaucoup lors du moulage réciproque.

2. *Armadilloniscus candidus.* — La forme fondamentale des lamelles latérales ventrales est ici probablement identique à la forme coaptée. La coaptation ne consiste en effet qu'en un emboîtement grossier de lèvres faiblement découpées par une scissure médiane de chaque lamelle. L'analogie est frappante avec l'aspect des coupes distales de la coaptation d'accrochage des endopodites 1 d'*Oritoniscus*.

CHAPITRE V. — MODE DE DÉVELOPPEMENT DES PINCES PRÉHENSILES

L'étude mue par mue du développement des pinces préhensiles a été réalisée chez *Haplophthalmus danicus* et *Androniscus dentiger* en isolant les jeunes dès leur sortie du marsupium.

Les jeunes muent presque aussitôt après leur sortie du marsupium. Puis les mues se succèdent à des intervalles variant entre 10 et 15 jours pour *H. danicus*, entre 15 et 21 jours pour *A. dentiger*. L'exuvie doit être prélevée immédiatement sinon elle est dévorée.

La comparaison des exuvies successives d'un même individu est indispensable pour connaître les différents stades de ce déve-

loppement. A une mue de numéro d'ordre déterminé peuvent correspondre des aspects très variables de ce développement. A tel point qu'il est impossible de mener cette étude en examinant des jeunes de toutes tailles pris au hasard dans une colonie, sous peine de doubler au moins le nombre de stades.

I. — Développement de la pince préhensile d'*H. danicus*.

C'est à la *troisième mue* qu'apparaissent les premiers caractères sexuels externes du mâle : les endopodites des 1er et 2e pléopodes se développent sous la forme de stylets courts et biarticulés. L'apophyse génitale est également apparue.

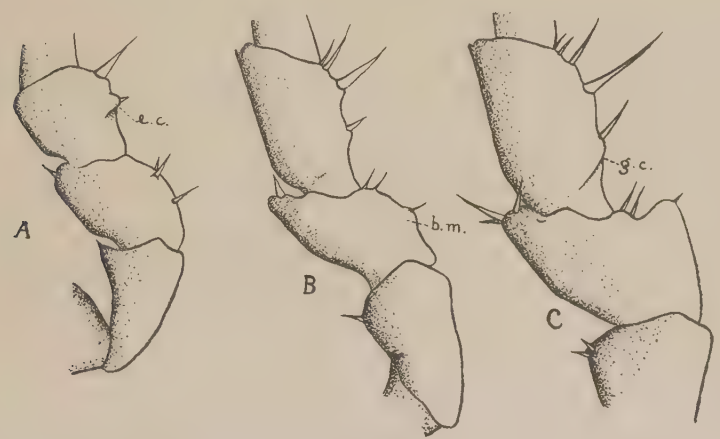


Fig. 17. — Développement des pinces préhensiles. A : *Haplophthalmus danicus*, 4e mue ; B : *Androniscus dentiger*, 5e mue ; *c* : *idem*, 6e mue (× 190).

A ce stade le péréiopode 7 ne présente encore aucun caractère le différenciant du péréiopode femelle.

A la *quatrième mue* les endopodites 1 s'allongent et présentent au voisinage de leur pointe un début de striation. Les endopodites 2 s'allongent également et leur pointe atteint l'extrémité de l'exopodite du 5e pléopode.

Le péréiopode 7 subit une première différenciation. Le carpopodite présente dans la partie médiane de sa face ventrale un tubercule en forme de tronc de cône coiffé d'une soie courte et oblique s'insérant du côté interne. Du côté externe s'insère une soie ana-

logue mais au delà du tubercule. Le méropodite est bombé du côté ventral et présente, chez certains individus, un début d'angle saillant à proximité du bord distal. A ce niveau s'insèrent deux grosses soies sur un léger soulèvement de la surface de l'article, amorce du tubercule de l'adulte (fig. 17*a*).

A la *cinquième mue* la pince achève de se différencier. Le carpopodite se creuse en gorgeret tandis que le tubercule médio-interne se prolonge sur la face latérale de l'article par un fort bourrelet. La soie interne coiffant le tubercule est devenue une forte épine tandis que sa symétrique, du côté externe, a à peine changé de taille. En même temps le méropodite offre un angle saillant surmonté, du côté externe et du côté interne, par un tubercule coiffé d'une grosse soie.

Les endopodites des pléopodes 1 et 2 ont également achevé leur différenciation déjà très avancée lors de la mue précédente.

C'est donc à la 5e mue qu'apparaissent tous les caractères de l'adulte. On peut donc la qualifier par le terme de *mue de puberté*.

II. — Développement de la pince préhensile chez *A. dentiger*.

C'est également à la *troisième mue* qu'apparaissent les premiers caractères sexuels externes sous forme d'un allongement de l'endopodite 2 accompagné de sa subdivision en deux articles. L'endopodite 1 est simplement un peu plus grand chez le mâle mais de forme identique chez les deux sexes.

Le péréiopode 7 ne présente aucune trace de différenciation.

A la *quatrième mue* l'endopodite 1 du mâle se distingue très nettement de l'endopodite de la femelle par un étirement longitudinal de l'article basal. L'article distal demeure à l'état de moignon sous la forme d'une grosse soie conique. L'endopodite 2 s'allonge également et son article distal se termine par une pointe effilée. Chez la plupart des mâles examinés le péréiopode 7 ne présentait aucune différenciation. Chez certains la face ventrale du méropodite apparaît très légèrement bombée.

C'est à la *cinquième mue* qu'apparaît la première différenciation vraiment nette du péréiopode 7 ; le méropodite présente sur sa face ventrale une bosse plus ou moins forte suivant l'individu. Le carpopodite offre un léger renflement de sa face latérale interne, presque imperceptible chez certains mâles (fig. 17*b*).

Les endopodites 1 et 2 ne subissent pas de changements notables, mis à part l'accroissement de taille.

A la *sixième mue* le méropodite double sa largeur grâce au développement de l'excroissance ventrale. Celle-ci prend la forme d'une dent dont la pointe ne dépasse pas le bord distal de l'article. Le carpopodite présente un début de gorgeret : le bourrelet en forme de V renversé surplombant la partie proximale faiblement déprimée de l'article est nettement visible de profil sous la forme d'un redent qui soulève la face ventrale au niveau du tiers proximal de l'article mais s'étend peu latéralement (fig. 17*c*).

L'endopodite 1 a la forme d'une pyramide triangulaire coiffée d'un bâtonnet dont le développement est très variable d'un individu à l'autre : chez les individus de petite taille il est très semblable à la grosse soie décrite précédemment ; chez les grands individus il est beaucoup plus différencié et se présente sous la forme d'une petite tige renflée à son extrémité en une sorte de fer de lance. L'article distal de l'endopodite 2 présente vers son milieu un renflement latéral interne précédant la partie terminale effilée. C'est à la *septième mue* que la pince préhensile du péréiopode 7 prend vraiment son aspect caractéristique. La dent ventrale du méropodite s'étend bien au delà de l'articulation méropodite-carpopodite sans toutefois atteindre le niveau du sommet du bourrelet. La forme en cuillère, caractéristique de la dent adulte, est simplement amorcée par un relèvement du bord interne. Le bourrelet du carpopodite est beaucoup plus saillant et s'étend latéralement, tandis que le tiers proximal de l'article présente, de profil, une concavité très nette. Sur la face dorsale de cet article apparaît un léger méplat en regard de l'angle distal arrondi du méropodite. Les endopodites 1 et 2 acquièrent leur forme définitive. C'est à cette mue qu'apparaît brusquement le disque denté de l'apophyse génitale.

La présence de spermatozoïdes dans les canaux déférents semble montrer que l'accouplement est possible. Chez cette espèce la mue de puberté serait donc la septième.

A la *huitième mue* tous les détails précédemment apparus achèvent leur différenciation. Mais au cours des mues suivantes la pince continue d'évoluer : certains détails, tels que la saillie latérale interne du bourrelet, l'enroulement des bords de la dent s'accentuent. Il en est de même du biseau dorsal du méropodite qui

s'étend largement vers l'arrière. Enfin *chez les très grands individus la dent du méropodite, sous l'effet d'une allométrie de croissance, augmente plus vite de taille que la différenciation antagoniste du carpopodite et dépasse notablement le sommet du bourrelet.*

III. — Conclusion.

Le développement des formations antagonistes constituant la pince préhensile s'effectue d'une façon entièrement indépendante : les articles les plus modifiés à l'état adulte sont également les premiers différenciés au cours du développement (méropodite chez *Androniscus dentiger*, carpopodite chez *Haplophthalmus danicus*).

Les stades de ce développement offrent des aspects voisins des caractères sexuels présentés par l'un ou l'autre de ces mêmes articles chez d'autres espèces. Il est probable que la ressemblance est encore plus grande avec les premiers stades de développement de ces formations. Par exemple : le premier stade du développement du bourrelet du carpopodite chez *H. danicus* (fig. 17*a*), marqué par la présence d'une soie courte annonciatrice de l'épine adulte, est voisin de ce qu'on observe chez *Cyphotendana ligurina* (fig. 10*c*). De même le bombement du méropodite d'*A. dentiger*, lors de la 4e mue, ressemble beaucoup à celui qu'on observe chez *Trichoniscus pygmeus* (Legrand 1942 *a*, p. 156, fig. 2A), la bosse apparaissant à la 5e mue offre également beaucoup d'analogie avec celle d'*Oritoniscus vandeli* (Legrand 1942 *d*, p. 409, fig. 2A) ; enfin le carpopodite de *Trichoniscus matulici*, par exemple, ressemble beaucoup au premier stade de développement du bourrelet d'*A. dentiger* (6e mue).

Toutes ces ressemblances, qui ne peuvent être fortuites, confirment que chacune des différenciations composant les pinces préhensiles est homologue des caractères sexuels secondaires existant isolément sur le même article chez d'autres espèces.

Enfin la nature indépendante de ces formations antagonistes est confirmée par l'existence chez *A. dentiger* d'une allométrie de croissance affectant l'une d'elles : la dent du méropodite.

Conclusion générale de l'étude du développement.

Les coaptations sexuelles observées se développent chez le jeune dans la phase de la croissance précédant la maturité sexuelle. Leur état parfait coïncide sans doute avec la mue de puberté.

Cependant certaines d'entre elles (appareil d'accrochage de l'*appendix masculina*, pince préhensile d'*Androniscus dentiger*) ne conservent pas cette précision au cours du développement ultérieur : une des deux moitiés de la coaptation présente vis-à-vis de l'autre une allométrie de croissance qui détruit partiellement la coaptation. Chacun des détails complémentaires se forme à proximité de son antagoniste mais de façon entièrement indépendante. Leur ensemble que l'on peut qualifier de *formes correspondantes* est ensuite transformé en coaptation définitive par moulage réciproque lors de l'entrée en corrélation mécanique des ébauches c'est-à-dire à chaque mue. Le gonflement des organes et le dépôt des strates de chitine font apparaître de nouveaux détails et adaptent les contours.

D'après les résultats de l'étude du mécanisme de formation des coaptations sexuelles, on peut conclure que ces coaptations diffèrent entre elles au point de vue :

1° *de la perfection des formes correspondantes fondamentales*, c'est-à-dire des détails complémentaires de nature héréditaire qui, par leur union, réaliseront une coaptation;

2° *du rôle du moulage réciproque dans la réalisation de la coaptation définitive.*

C'est la combinaison de ces deux facteurs qui commande le mode d'union des pièces. Ce mode d'union est le même que chez les insectes, tel que l'a décrit Corset. J'ai signalé en effet au cours de l'étude anatomique :

a) *des coaptations par juxtaposition* correspondant à un simple accolement des surfaces planes des organes antagonistes.

Exemple : coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez de nombreux *Trichoniscidæ* (*Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, etc...) et chez *Deto echinata*.

Ce mode d'union correspond à une action prépondérante du contact qui adapte d'une façon précise l'un à l'autre des organes antagonistes de forme quelconque ou grossièrement correspondante;

b) *des coaptations par engrenage*, correspondant à un emboîtement plus ou moins intime des deux organes qui peuvent être facilement désunis.

Exemples : emboîtement des endopodites 1 chez les *Scyphacidæ* : coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les *Trichoniscidæ* et *Crinocheta* inférieurs, partie proximale et distale de la même coaptation chez les *Crinocheta* supérieurs ; coaptation d'accrochage des endopodites 1 chez *Androniscus* et *Trichoniscus*, partie proximale et distale de la même coaptation chez *Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, *Trichoniscoïdes*, *Deto* ; appareil de rétention de l'*appendix masculina*. Ce mode d'union peut naître à partir des formes correspondantes très diverses : α. *Les formes correspondantes qui sont des détails symétriques ne réalisent primitivement aucune coaptation* ; exemple : les lamelles latérales dorsales de l'endopodite 1 d'*Androniscus* et de *Trichoniscus* ; la coaptation naît entièrement du contact.

β. *Les formes correspondantes réalisent primitivement une coaptation grossière* ; le rôle du contact, la coaptation définitive reste grossière si le moulage réciproque est faible, exemple : l'emboîtement des endopodites 1 chez les *Scyphacidæ*, l'appareil de rétention de l'*appendix masculina* ; par contre si le moulage réciproque joue un rôle important la coaptation est précise, exemple : l'accrochage des endopodites 1, la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 ;

c) *des coaptations par assemblage*, correspondant à un emboîtement définitif des pièces d'une mue à l'autre. Ce mode d'union qui est le plus précis se rencontre dans la partie moyenne de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les *Crinocheta* supérieurs et dans la partie moyenne de la coaptation d'accrochage des endopodites 1 chez *Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, *Trichoniscoïdes*, *Deto*. Il naît à partir de formes correspondantes réalisant une coaptation grossière mais le grand développement de chacun des détails correspondants favorise une action prépondérante du contact ;

d) il faut ajouter à cette liste les coaptations demeurées à l'état de *formes correspondantes*, le rôle du contact étant nul ; ce sont les pinces préhensiles du péréiopode 7 des espèces étudiées précédemment.

TROISIÈME PARTIE

RÉALISATION EXPÉRIMENTALE DE COAPTATIONS

L'étude du développement et du mécanisme de formation des coaptations observées nous a révélé que toute coaptation prend naissance à partir de formes correspondantes réalisant généralement une coaptation grossière qui est dans la plupart des cas, et notamment pour toutes les coaptations précises, considérablement perfectionnée lors de la mue marquant l'entrée en corrélation mécanique des deux ébauches jusqu'ici indépendantes.

Il existe chez les *Crinocheta* supérieurs de tels détails complémentaires qui sont normalement séparés : si on considère les deux lamelles latérales ventrales des endopodites 1, qui s'unissent normalement à l'apophyse génitale, l'une d'elles constitue, vis-à-vis de l'angle rentrant que forme sa symétrique avec la face latérale de l'endopodite, une *forme correspondante*. Il s'agit là d'un emboîtement grossier analogue à celui de l'apophyse génitale et des endopodites : le bouclier de l'apophyse génitale est remplacé par la lamelle latérale symétrique. La coaptation d'accrochage des endopodites 1, de même que l'emboîtement des endopodites 1 des *Scyphacidæ* correspondent à un schéma analogue.

Il est possible de rendre jointifs ces détails complémentaires et d'observer ainsi le résultat de leur interaction mécanique : il suffit de prélever l'apophyse génitale et de laisser se développer ou régénérer côte à côte les endopodites 1.

I. — Développement normal des endopodites 1 en l'absence de l'apophyse génitale.

Si on prélève l'apophyse génitale chez des jeunes à la 4e mue, en sectionnant une part importante des canaux déférents de façon qu'elle ne régénère pas, on n'observe pas chez l'individu devenu adulte deux endopodites 1 semblables à ceux que l'étude du développement indépendant nous a révélés. Les lamelles latérales ventrales n'offrent pas en coupe l'aspect de condyles rectilignes à tête régulièrement arrondie mais sont au contraire très diversement déformées d'un individu à l'autre. Il y a donc interaction mécani-

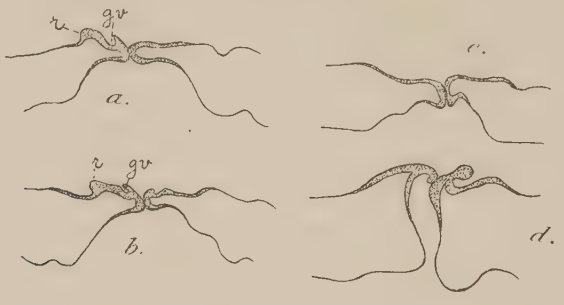


Fig. 18. — *Porcellio dilatatus*. Interaction des endopodites 1 (× 102).

que des endopodites symétriques, phénomène prévisible jusqu'en l'absence de l'apophyse génitale, ces appendices sont étroitement accolés.

a) Chez certains individus, tandis que l'une des lamelles latérales offre la forme d'un condyle rectiligne, sa symétrique est recourbée en crochet et présente en coupe une encoche et un redent chitineux (fig. 18*a*).

b) Chez d'autres, à une lamelle régulièrement recourbée en crochet fait face un condyle rectiligne présentant une légère amorce de crochet (fig. 18*b*).

c) Le crochet de l'un des endopodites est plus ou moins bien formé ainsi que l'encoche et le redent mais le condyle symétrique est recourbé en sens inverse à la façon des bords du bouclier à l'apophyse génitale (fig. 18*d*).

d) Enfin les deux crochets peuvent être semblables soit simple-

ment amorcés, soit parfaitement constitués, soit tous deux orientés en sens inverse de la normale (fig. 18*c*).

On peut conclure en premier lieu, à l'examen de ces dispositions variées, que *lors de la coaptation normale avec l'apophyse génitale le modelage de la lamelle latérale ventrale de chaque endopodite est bien l'effet d'une simple pression latérale qui la replie sur elle-même en accordéon*. L'absence de retournement du crochet en sens inverse de la normale en présence de l'apophyse génitale montre que le corps de l'apophyse joue le rôle de butoir guidant le rebroussement de la lamelle latérale du côté ventral.

L'existence de nombreuses variations d'aspect des deux lamelles latérales symétriques signifie que l'une des deux peut jouer plus ou moins le rôle d'organe directeur, selon que sa faculté de se déformer est moins grande ou égale à celle de sa symétrique. Il intervient des différences, qui ne peuvent être qu'accidentelles, dans le durcissement de ces appendices. Il suffit pour cela que les cellules de l'hypoderme de l'un des endopodites ne secrètent pas la chitine avec la même intensité que les cellules de l'endopodite symétrique.

Les variations d'aspect doivent également dépendre de différences dans la rapidité du déploiement sous l'effet de la poussée du sang. Aucune de ces figures d'interaction mécanique n'offre l'aspect d'une coaptation.

Il en est tout autrement si on considère les coupes transversales sériées *au niveau des basipodites*.

1. Chez certains individus on observe dans la région proximale, un peu au delà de la soudure, au niveau de la saillie des angles dorsaux internes, une coaptation qui rappelle beaucoup celle d'*Androniscus* : chaque angle dorsal interne offre en section transversale la forme d'un condyle. Les deux condyles symétriques se superposent. L'un recouvre en partie l'autre qui se loge dans une petite encoche creusée dans la base de son symétrique (fig. 19*b*).

2. Chez d'autres individus l'un des condyles est divisé en deux lobes par une scissure médiane dans laquelle s'engage son antagoniste, disposition analogue à celle qu'on observe chez *Trichoniscus* dans la partie proximale des endopodites 1 (fig. 19*d*).

3. Chez d'autres la surface interne de chaque basipodite présente en coupe l'aspect d'une lame de scie : les dents d'un basipodite s'encastrent dans les encoches de l'autre (fig. 19*a*).

4. Dans la partie distale des basipodites on observe le plus sou-

vent une simple juxtaposition de deux surfaces plus ou moins planes (fig. 19*c*).

Il s'agit là de véritables coaptations : par engrenage dans la partie proximale, par juxtaposition dans la partie distale des basipodites. Il n'en est cependant pas toujours ainsi. On observe souvent des indentations qui ne se correspondent nullement d'un basipodite à son symétrique. La coaptation peut également exister à un niveau et cesser à un autre chez un même individu.

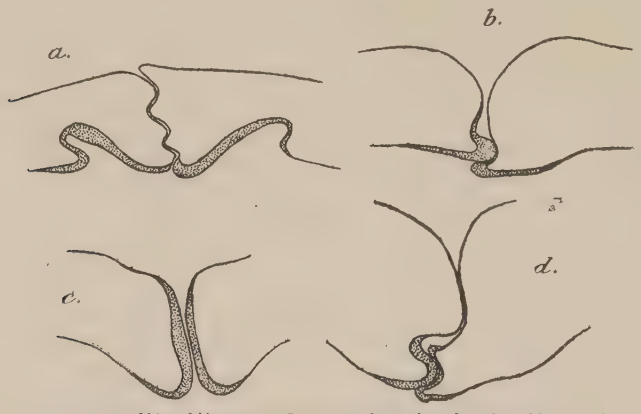


Fig. 19. — *Porcellio dilatatus*. Interaction des basipodites 1 (× 102).

La réalisation chez certains individus de véritables coaptations offre l'intérêt de nous montrer des cas analogues à ceux que nous avons rencontrés chez *Trichoniscus provisorius* et *Androniscus dentiger*. Il ne s'agit cependant encore que de réalisations accidentelles, correspondant à des variations dans la dureté des appendices.

II. — Régénération anormale de l'apophyse génitale.

Sur un ♂ à la 5e mue j'ai prélevé partiellement l'apophyse génitale sans arracher les canaux déférents. La partie proximale interne des endopodites 1 ayant été lésée, j'ai obtenu à la mue suivante une *soudure des trois organes :* les deux endopodites 1 et le régénérat de l'apophyse génitale. Cette soudure s'est progressivement étendue à chaque mue, vers l'arrière jusqu'à englober totalement les basipodites et une partie des endopodites.

L'animal a été sacrifié à l'état adulte. L'étude des endopodites 1 à l'aide de coupes transversales sériées m'a révélé : 1° dans la

partie soudée *une fusion des canaux déférents en un canal unique* semblable à celui des *Trichoniscidæ*. Le canal unique à partir d'un certain niveau va d'ailleurs en diminuant de diamètre et se perd dans les tissus médians (fig. 20*a*);

2° *au niveau de la partie libre des endopodites les lamelles latérales sont étroitement accolées et, par leur intermédiaire, se réalise une coaptation étroite des deux appendices.*

a) Dans la partie proximale la lamelle latérale de l'endopodite droit se termine par un condyle massif à tête élargie, légèrement recourbé en crochet du côté ventral. La tête de ce condyle se loge dans une encoche creusée dans la partie médiane de la face interne de l'endopodite symétrique. Cette encoche est comprise entre la

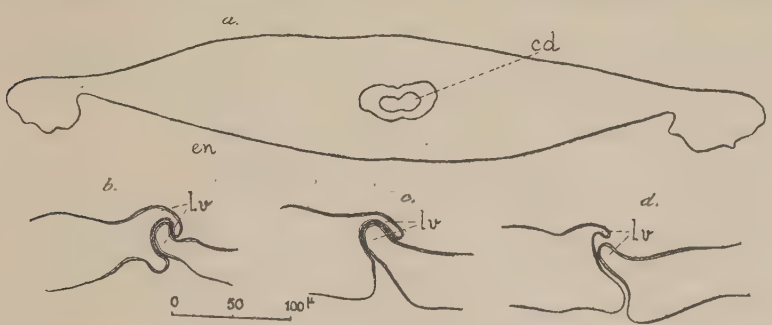


Fig. 20. — *Porcellio dilatatus*. Réalisation expérimentale d'une coaptation.

lamelle ventrale recourbée en crochet en sens inverse de sa symétrique et épousant étroitement la courbure de celle-ci et une saillie de l'angle dorsal interne (fig. 20*b*).

b) La coaptation voisine à ce niveau d'une *coaptation par assemblage*, se relâche au fur et à mesure que les coupes sont plus voisines de l'extrémité des endopodites. Dans les coupes distales on observe un simple *engrenage* des deux endopodites. La lamelle ventrale de l'endopodite droit est simplement recouverte par son antagoniste recourbée en sens inverse (fig. 20*c* et *d*). Il n'y a plus de coaptation au delà de l'extrémité des lamelles latérales.

La réalisation de cette coaptation, en tout point semblable à une coaptation, naturelle est due sans conteste à l'intimité du contact des deux appendices. C'est grâce à la soudure de la partie proximale de ceux-ci que les lamelles latérales de l'endopodite peuvent se superposer et entrer en coaptation, ce qui n'avait pas lieu dans les expériences précédentes.

La réalisation expérimentale de cette coaptation démontre la possibilité de la naissance d'une coaptation naturelle à partir de détails anatomiques héréditaires réalisant primitivement une coaptation grossière, mis fortuitement en présence au cours du développement ontogénique.

III. — Régénération simultanée des endopodites 1 en l'absence de l'apophyse génitale.

Il est facile d'obtenir cette régénération en prélevant simultanément les endopodites 1 chez un adulte, et en arrachant l'apophyse avec les canaux déférents de manière qu'elle ne régénère pas.

Sur 23 individus opérés, 19 ont donné des régénérations normales : les endopodites régénérés au contact l'un de l'autre ont réalisé des figures d'interaction analogues à celles observées dans le cas du développement simultané des endopodites en l'absence de l'apophyse génitale.

Les 4 autres ont présenté une régénération des endopodites avec soudure englobant d'abord les basipodites et s'étendant progressivement à chaque mue jusqu'à la pointe des endopodites.

L'examen des coupes transversales sériées chez deux individus où la fusion des endopodites n'est que partielle et n'englobe pas la totalité de la longueur des lamelles latérales montre une coaptation analogue à celle que j'ai décrite au chapitre précédent.

IV. — Conclusion de l'étude expérimentale.

La réalisation expérimentale de ces coaptations par engrenage et par assemblage reliant deux organes normalement séparés s'est effectuée dans des conditions identiques à celles d'une coaptation naturelle : formation indépendante des détails complémentaires, réalisant fondamentalement une coaptation grossière, et entrée en corrélation mécanique de ceux-ci lors d'une mue.

Le résultat de cette entrée en corrélation mécanique n'a pas toujours été la formation d'une coaptation. *Malgré la formation, dans tous les cas observés, de détails susceptibles de participer à une coaptation (crochet, encoche et redent des lamelles latérales), cette disposition n'a été réalisée, la forme des détails complémentaires restant la même, que dans certaines conditions relatives à la position de ces détails.*

L'étude de la coaptation d'emboîtement des endopodites 1 chez les *Scyphacidæ* nous fournit, à l'état naturel, un exemple manifestement analogue : chez *Scyphax* les lamelles latérales ventrales sont incapables de se chevaucher par suite de la présence d'un bouclier coiffant l'apophyse génitale et servant de butoir aux endopodites 1. Ces lamelles présentent en coupe transversale, bien au delà de la pointe du bouclier de l'apophyse, un redent chitineux ventral prolongeant vers l'arrière une formation analogue servant de « cran d'arrêt » au bouclier et née de l'écrasement de la lamelle contre le corps de l'apophyse. Au delà de la pointe du bouclier c'est l'écrasement réciproque des deux lamelles symétriques qui fait naître cette formation. Or il est manifeste que cette dernière est parfaitement inutile à ce niveau. Nous retrouverons à propos de certaines coaptations chez les Insectes des exemples analogues (voir coaptation scutellaire et métathoracique).

L'entrée en corrélation mécanique de deux organes complémentaires peut faire naître des détails participant à leur coaptation mais pouvant être également entièrement inutiles (dans le sens d'inemployés). Il ne peut s'agir là que d'une force aveugle : la formation d'une coaptation ne peut être interprétée à la lumière de ces expériences et de ces observations que comme *un cas particulier de l'interaction mécanique de deux organes quelconques ou plus ou moins grossièrement complémentaires*. Ce n'est pas là minimiser la précision de certaines coaptations mais dire que cette précision, quand elle existe, est le résultat d'une *corrélation mécanique heureuse de ces organes*.

Enfin la réalisation de ces coaptations expérimentales montre que l'opinion de Corset : les organes destinés à s'unir doivent être formés « l'un pour l'autre » (1931, p. 326) est inexacte. Les organes complémentaires constitutifs de ces coaptations coexistent mais sont normalement séparés, il n'existe évidemment aucun dispositif préparé, or nous aboutissons à un résultat *comparable à une coaptation naturelle*. Il suffit de concevoir qu'un mécanisme héréditaire conditionne la fusion de l'apophyse génitale et des endopodites 1 chez le jeune ♂, ou bien la disparition de l'apophyse génitale (effective chez certaines familles d'*Oniscoïdea*) et en même temps l'extension de la soudure des basipodites pour que, dans des conditions d'indépendance identique des détails complémentaires, la coaptation soit d'emblée réalisée et fonctionnelle.

QUATRIÈME PARTIE

CONCLUSIONS GÉNÉRALES. HYPOTHÈSES

Il s'agit maintenant :

1° de dégager les principaux traits des coaptations sexuelles des *Oniscoïdea*, tels que nous les ont révélés leur étude anatomique, l'étude du mécanisme de leur fonctionnement, de leur mode de développement et l'étude expérimentale du mécanisme de leur formation ;

2° d'analyser les coaptations décrites chez d'autres groupes animaux afin de voir s'il est possible de généraliser les résultats obtenus à propos des coaptations sexuelles des *Oniscoïdea* à toutes les coaptations ;

3° de conclure en nous efforçant de proposer une explication rationnelle de la formation et de l'évolution de ces dispositions anatomiques.

CHAPITRE PREMIER. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES SUR LES COAPTATIONS SEXUELLES DES *ONISCOIDEA*

1° Une première constatation qui s'impose au terme de cette étude des coaptations sexuelles des *Oniscoïdea*, c'est l'*existence indépendante de la plupart des détails qui constituent ces coaptations*.

Cette indépendance apparaît nettement à propos de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1, où les formations complémentaires : le bouclier de l'apophyse génitale et les lamelles latérales ventrales des endopodites 1 ne coexistent jamais chez les *Trichoniscidæ* et ne coexistent qu'à certains niveaux chez les *Scyphacidæ* (partie proximale). La coaptation n'est parfaite que

chez les *Crinocheta* supérieurs où ces formations coexistent à tous les niveaux, exception faite cependant : *a*) de la partie proximale du bouclier de l'apophyse génitale (qui n'a pour vis-à-vis, au niveau du basipodite et de la partie proximale de l'endopodite, que l'article lui-même, non différencié puisque les lamelles latérales sont absentes dans cette zone) ; *b*) de la partie distale des lamelles latérales, couverte de dents d'engrenages et malgré cela sans vis-à-vis puisque le bouclier s'arrête un peu avant.

A propos de cette même coaptation les formations correspondantes : dents d'engrenage des lamelles latérales et épines de l'apophyse génitale présentent la même indépendance. Les épines de l'apophyse génitale sont abondantes chez *Deto* sur les flancs de l'organe alors que les endopodites 1 ne présentent aucune dent. Ces épines sont également abondantes sur la face ventrale et le bord de la spatule terminale de l'apophyse des *Oniscoïdea* inférieurs dont les endopodites 1 ne présentent, sur les lamelles latérales aucune dent d'engrenage. Par contre les dents d'engrenage existant chez les *Oniscoïdea* supérieurs, la plupart des *Porcellionidæ*, les *Eubelidæ* et *Armadillidæ*, n'ont pas de vis-à-vis, les épines existant à d'autres niveaux sur la face ventrale et les bords de la spatule par exemple. La coaptation n'est réalisée que chez les *Porcellionidæ* supérieurs à certains niveaux seulement, et chez les *Armadillidiidæ*.

Nous avons vu une certaine indépendance se manifester également chez les constituants de la coaptation d'accrochage de l'*appendix masculina* puisque le tube de rétention n'existe pas chez les *Scyphacidæ*, les *Armadillidæ* et probablement chez les *Eubelidæ* malgré une conformation normale de l'endopodite 2 et de l'exopodite 5. Enfin l'indépendance la plus nette est offerte par les formations qui composent la pince préhensile du 7^{e} péréiopode. Nous avons vu en effet que chez la plupart des espèces une seule de ces formations (l'une ou l'autre suivant l'espèce considérée) est présente.

Il n'est pas question d'existence indépendante pour les détails complémentaires de la coaptation d'accrochage des endopodites 1, ou de l'emboîtement de la partie terminale de ces mêmes articles chez les *Scyphacidæ* ; il s'agit là en effet de détails symétriques, dont la coexistence ne pose évidemment aucun problème.

2° La coexistence des détails complémentaires n'implique cepen-

dant pas la réalisation obligatoire de la coaptation. L'étude expérimentale nous a montré que la position relative des deux détails complémentaires est un facteur primordial de la réalisation de la coaptation.

Une deuxième constatation qui s'impose à la suite de l'étude de ces coaptations : accrochage des endopodites 1, emboîtement des endopodites 1 chez les *Scyphacidæ*, pince préhensile du 7e péréiopode, c'est que l'*indépendance des détails complémentaires peut également se manifester par un rapprochement insuffisant ou un manque de correspondance entraînant la non-formation de la coaptation.*

Nous avons vu en effet que chez *Scyphax ornatus*, *Armadilloniscus candidus* et même chez *Deto echinata* à certains niveaux, les lamelles dorsales existent mais ne sont pas suffisamment rapprochées pour que le contact s'établisse, donc que la coaptation soit réalisée. Il en est de même d'ailleurs de nombreuses espèces de *Trichoniscidæ* (*Alpioniscus*, *Titanethes*) et d'*Halophiloscia couchii* pour les lamelles latérales dorsales du basipodite au delà de la soudure.

Pour l'emboîtement des endopodites 1 chez les *Scyphacidæ* nous avons vu que chez *Scyphax ornatus*, les lamelles latérales ventrales et les crêtes internes étant cependant bien développées, la coaptation est rendue impossible par l'éloignement de ces formations.

Les cas de soudure des lamelles latérales dorsales, chez les *Haplophthalminæ* et chez *Halophiloscia couchii* par exemple, peuvent être considérés, à l'inverse du cas précédent, comme des variations « hypertéliques » dans le sens du rapprochement des détails complémentaires. La réalisation de la coaptation exige en effet un juste milieu entre ces deux cas extrêmes.

Enfin un exemple typique de manque de correspondance entre les détails complémentaires est offert par les péréiopodes 7 de certains *Trichoniscidæ*, tels que *Cyphoniscellus styricus*, *Haplophthalmus perezi*, *Trichoniscus plitvicencis*, dont les articles consécutifs, carpopodite et méropodite, présentent bien des différenciations homologues de celles qui constituent la pince d'*Androniscus* ou d'*Haplophthalmus danicus*, mais non placées de façon adéquate, de part et d'autre de l'articulation méropodite-carpopodite.

3° Une troisième constatation qui découle de la précédente et est renforcée par les résultats de l'étude expérimentale est la *for-*

mation indépendante de tout ou partie des détails complémentaires lorsqu'ils coexistent.

L'étude expérimentale a montré en effet que chacune des coaptations étudiées a pour point de départ des formations héréditaires : bouclier et épines latérales de l'apophyse génitale, lamelles latérales ventrales et dents d'engrenage des endopodites 1, pour la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 ; lamelles latérales dorsales, simples ou doubles, pour la coaptation d'accrochage des endopodites 1 ; tube de l'exopodite 5 et pointe non modifiée de l'endopodite 2 ; lamelles latérales ventrales et crêtes internes des endopodites 1 pour l'emboîtement de ces appendices chez les *Scyphacidæ ;* lamelles latérales ventrales bifurquées chez *Armadilloniscus ;* caractères sexuels secondaires des différents articles du 7^{e} péréiopode pour les pinces préhensiles.

Chacun de ces détails se constitue sous sa forme fondamentale à proximité du détail antagoniste après la naissance, la coaptation parfaite étant réalisée au moment de la mue de puberté. *Mais cette proximité n'a aucune influence sur la naissance de ces formes fondamentales*, comme en témoigne l'identité de forme des organes entièrement développés ou régénérés en l'absence de leur vis-à-vis, et des mêmes organes simplement déployés en l'absence de ce dernier prélevé chez l'adulte au moment de la mue. Au cours du développement de la coaptation le revêtement chitineux de chaque organe se comporte comme une gaine rigide où s'élabore dans l'intervalle des mues la forme caractérisant le stade suivant. Il est d'ailleurs évident qu'à un moment donné du développement la pression de l'un des organes ne peut être rendue responsable du modelage d'une forme différente de la forme antagoniste actuelle. Exemple : entre les mues 4 et 5 d'un jeune *Porcellio* l'apophyse génitale ne peut pas créer les lamelles latérales des endopodites 1 puisqu'elle a été incapable de le faire lors du durcissement de la chitine et qu'elle n'a pas changé de forme depuis. Le contact pourrait, à la rigueur, modeler des formes identiques mais il lui est impossible de créer des détails nouveaux par rapport à l'enveloppe sur laquelle il s'exerce directement. Or l'étude du déploiement indépendant nous a montré que même le modelage d'une forme identique n'est pas durable : *le gonflement des tissus après le rejet de l'exuvie efface la forme imposée à l'organe par le contour rigide de la chitine extérieure.*

Il n'y a donc pas de différences fondamentales entre le développement des détails complémentaires chez les insectes, dans des gaines larvaires séparées, et le développement des coaptations sexuelles étudiées chez les *Oniscoïdea*. Il est probable que ce résultat s'applique à tous les Arthropodes. Dès lors la restriction apportée par Cuénot (1921, p. 529) : « La question est de savoir comment ces dispositifs se développent aujourd'hui chez l'individu : s'ils n'apparaissent qu'après la naissance chez l'animal plus ou moins jeune, il n'y a pas de problème, c'est une réaction mécanique compréhensible », si elle peut s'appliquer aux vertébrés par exemple, pour la naissance des articulations, ne s'applique pas aux arthropodes, du moins en ce qui concerne la naissance de la forme fondamentale des détails constitutifs de la future coaptation.

4° Si l'étude expérimentale a démontré la formation indépendante des détails complémentaires elle a également mis en évidence *le rôle primordial du contact.*

Le contact des organes mous et déformables peut d'une part *créer des détails nouveaux*, par exemple la gouttière et la crête ventrale des lamelles latérales ventrales des endopodites 1 pour la coaptation apophyse génitale-endopodites 1, et d'autre part entraîne un moulage réciproque final c'est-à-dire *une adaptation réciproque précise des formes correspondantes.*

Cette adaptation est d'autant plus précise que le rôle du contact est plus grand.

5° Nous avons constaté que l'indépendance des détails complémentaires peut se manifester par le manque de coexistence régulière, un manque de correspondance quand ils coexistent et une formation séparée.

Cependant dans les cas favorables de forme et de position relative, à un moment donné du développement qui correspond sans doute à la mue de puberté pour toutes ces coaptations sexuelles, les détails complémentaires s'associent et leur contact transforme les formes correspondantes en coaptation. Mais l'étude du développement de l'appareil de rétention de l'*appendix masculina* et de la pince préhensile du 7e péréiopode d'*Androniscus dentiger* nous montre que *cette association peut être purement temporaire car elle peut être détruite soit partiellement :* cas de l'appareil de rétention porté par l'exopodite 5 dont l'extrémité ne présente plus de vis-à-vis chez les ♂ âgés, *soit totalement :* cas de la pince d'*Andro-*

niscus où la dent du méros, dépassant nettement le rebord distal du gorgeret du carpos, ne correspond plus à la cavité de celui-ci chez les ♂ âgés. A la lumière de ces deux cas il est possible d'envisager la persistance de coaptations telle que celle qui relie l'apophyse génitale et les endopodites 1 comme étant liée à une croissance isométrique de ces trois organes. Cette croissance est évidemment la règle pour des organes symétriques reliés par une coaptation, tels que les endopodites 1.

6° Pour en venir à la question de l'*utilité* de ces coaptations « domaine rempli d'embûches » dit Hovasse (1943) il semble néanmoins, d'après les résultats de l'étude anatomique complétés par l'observation de l'accouplement, que la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 ou la coaptation d'accrochage des endopodites 1 soit indispensable à l'exercice de la copulation.

Il n'en est pas de même des autres coaptations : la rétention de l'*appendix maculina*, quoique nécessaire pour la protection de cette pointe fragile, semble être un luxe car les endopodites imbriqués des pléopodes 2, 3, 4 et 5 pourraient suffire à la maintenir en place, comme cela a lieu chez les nombreuses espèces dépourvues de cet appareil. C'est d'ailleurs ce que j'ai observé chez les individus auxquels j'ai prélevé le tube de rétention ou même l'exopodite 5 en entier.

De même l'emboîtement de l'extrémité distale des endopodites de *Deto* et d'*Armadilloniscus* ne paraît pas être d'une grande utilité fonctionnelle : il est douteux en effet qu'il persiste lors de l'érection de ces appendices.

Enfin il semble que la pince préhensile ne fonctionne que comme un simple crochet. Il est également probable que les fortes soies qui sont à la surface sternale du péréiopode 7, et des autres péréiopodes, fonctionnent aussi bien que les crochets chez les espèces qui sont dépourvues de ces formations (et elles sont légions). D'ailleurs on ne voit pas très bien quel avantage pourraient tirer de la présence d'une pince préhensile les espèces qui en sont pourvues, étant donné qu'il est bien établi que cette pince ne peut servir à rien d'autre qu'à la copulation. A moins d'admettre que la ♀ est réfractaire à l'accouplement, ce que l'observation ne confirme pas.

En considérant l'ensemble des coaptations étudiées il apparaît une relation assez nette entre la fréquence de ces coaptations et leur utilité ; la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 ou son succé-

dané chez certaines espèces, l'accrochage des endopodites 1, se retrouve chez toutes les espèces, genres et familles que j'ai pu observer, tant parmi les *Synocheta* que parmi les *Crinocheta*. En admettant la généralisation pour ces deux superfamilles (certainement valable pour les *Crinocheta*) la coaptation existe chez tous les *Oniscoïdea* présentant une seule apophyse génitale (l'immense majorité des *Oniscoïdea*).

Par contre l'emboîtement de la partie distale des endopodites 1 est très localisé ; certains *Scyphacidæ*. L'appareil de rétention de l'*appendix masculina* a une présence également irrégulière : il manque chez les *Trichoniscidæ* inférieurs et moyens, chez les *Crinocheta* inférieurs *(Scyphacidæ)*, probablement chez les *Eubelidæ* et chez les *Armadillidæ*. La présence de la pince préhensile est encore plus rare : une espèce sur une trentaine connues chez les *Haplophthalminæ*, quelques espèces sur un chiffre beaucoup plus considérable chez les *Trichoniscinæ*.

La conclusion qui paraît donc s'imposer au sujet de l'utilité de ces coaptations sexuelles, c'est *la présence générale, chez des animaux ayant le même genre de vie ou une constitution identique, des coaptations utiles et la présence irrégulière des coaptations paraissant indifférentes.*

7° Si on examine maintenant le problème de l'évolution de ces coaptations sexuelles, l'étude anatomique a mis en lumière quatre points.

a) *L'apparition brusque des détails complémentaires indépendants l'un de l'autre.* Cette apparition brusque est particulièrement nette chez les *Trichoniscidæ* pour le bouclier de l'apophyse génitale, le disque denté du corps de l'apophyse chez *Androniscus*, la lamelle ventrale de l'endopodite 1 de *Titanethes* et d'*Hyloniscus*, la scissure de l'angle dorsal interne de l'endopodite 1 d'*Oritoniscus* ; chez les *Crinocheta* : la scissure de la lamelle ventrale chez *Armadilloniscus*, les dents d'engrenage chez les *Oniscidæ* supérieurs ; chez les deux superfamilles : les caractères sexuels secondaires du péréiopode 7.

Il est évidemment difficile de parler d'apparition brusque en phylogénie car on peut toujours dire à l'encontre que les termes intermédiaires ont disparu. Cependant au cours du développement actuel on n'assiste pas à une progression lente de ces détails : par exemple le bouclier de l'apophyse génitale de *Porcellio* apparaît

brusquement à la 5e mue, alors que l'apophyse a une section triangulaire isocèle à la mue précédente. De même le disque denté de l'apophyse d'*Androniscus* apparaît brusquement à la 7e mue. Il en est de même pour la scissure de l'angle dorsal interne de l'endopodite d'*Oritoniscus*, les dents d'engrenage des lamelles latérales ventrales des *Crinocheta* supérieurs dont l'apparition est tardive. Pour la plupart des caractères sexuels secondaires du 7e péréiopode, exception faite de ceux d'*Androniscus*, on observe également un développement rapide.

Cette apparition brusque au cours du développement ontogénique plaide donc, de même que l'absence de stades intermédiaires chez d'autres espèces, en faveur d'une apparition brusque des caractères complémentaires indépendants au cours de l'évolution du groupe.

b) *L'existence parallèle de détails complémentaires homologues chez des groupes présentant une origine lointaine commune.* De nombreux détails constitutifs des coaptations étudiées se retrouvent à la fois chez les *Synocheta* et les *Crinocheta*, groupes dont Vandel (1943) a montré l'évolution parallèle à partir d'une souche commune. On retrouve ainsi dans ces deux groupes : le bouclier de l'apophyse génitale, les lamelles latérales dorsales et ventrales des endopodites 1, la scissure des lamelles dorsales de ces appendices, le tube de rétention porté par l'exopodite 5, les caractères sexuels secondaires présentés par différents articles du 7e péréiopode.

Il faut d'ailleurs souligner que ces détails ne sont qu'homologues et non identiques d'un groupe à l'autre. Il y a par exemple une différence marquée entre les lamelles latérales ventrales de *Titanethes* et celles des *Crinocheta;* de même qu'entre le bouclier de l'apophyse génitale d'*Alpioniscus* ou d'*Androniscus* très peu chitinisé ventralement, et celui des *Crinocheta* qui est fortement chitinisé, enfin les caractères sexuels du 7e péréiopode sont loin d'être identiques d'un groupe à l'autre.

Parmi ces caractères communs il en est qui n'existent que chez les termes moyens ou supérieurs de ces deux phyllums : les lamelles latérales ventrales des endopodites 1, la scissure des lamelles dorsales de ces mêmes appendices, l'appareil de rétention de l'*appendix masculina*, les caractères sexuels secondaires du 7e péréiopode, le bord interne rectiligne de l'exopodite du pléopode 5.

Il faut bien admettre dans ce cas une apparition indépendante de ces caractères.

Il semble même que certains détails, comme le bouclier de l'apophyse génitale, soient apparus sporadiquement chez les *Trichoniscidæ*. On retrouve en effet un bouclier parmi des formes inférieures telles qu'*Alpioniscus*, à l'état bien développé, et à l'autre extrémité du phyllum, chez *Androniscus* et *Haplophthalmus* à l'état de moindre développement distinct d'une régression.

Il est d'autres caractères qui semblent communs aux formes inférieures des deux groupes et sont sans doute des caractères primitifs : telles les lamelles latérales dorsales des endopodites 1.

Il est enfin des caractères spéciaux à chaque groupe et parfois à quelques formes de ce groupe : disque denté de l'apophyse génitale d'*Androniscus*, gorgeret du carpopodite du 7e péréiopode de certains *Trichoniscidæ*, dents d'engrenage des lamelles latérales ventrales des *Crinocheta* supérieurs, différenciations de l'ischiopodite du 7e péréiopode des *Armadillidiidæ*.

c) Deux remarques importantes au point de vue de la compréhension des coaptations découlent de l'étude anatomique.

La première c'est *la possibilité d'une réalisation d'emblée parfaite de certaines de ces coaptations.*

La coaptation d'accrochage des endopodites 1 d'*Oritoniscus*, *Phymatoniscus*, *Trichoniscoïdes*, *Deto*, par exemple, n'a nul besoin d'une évolution : un rapprochement suffisant coïncidant avec une scissure des lamelles latérales dorsales suffit à la rendre d'emblée parfaite. De même la réalisation d'une pince préhensile, exception faite peut-être de celle d'*Androniscus*, peut être obtenue d'emblée.

La deuxième remarque que complète la première, c'est *la capacité fonctionnelle immédiate des débuts de coaptation.*

En effet nous avons vu que, même isolé, un des détails est capable de remplir tout ou partie du rôle qu'il remplit avec son vis-à-vis chez d'autres espèces. Ceci est particulièrement net pour la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez *Alpioniscus* par exemple où le bouclier de l'apophyse est seul présent, cette formation est capable de rendre solidaires l'apophyse et les endopodites 1 lors de l'érection de ces derniers. Il en est de même pour *Androniscus* et *Haplophthalmus* où cette solidarité est renforcée par d'autres détails (disque denté de l'apophyse chez *Androniscus*, soudure des basipodites 1 chez *Haplophthalmus*).

Chez *Titanethes* et *Hyloniscus* les endopodites 1 seuls différenciés, enserrant l'apophyse dans une gouttière, assurent également le fonctionnement immédiat de la coaptation.

Cette capacité fonctionnelle immédiate provient du fait que, dans les cas précédents, *l'organe seul différencié peut créer par simple contact avec l'organe antagoniste indifférencié une formation complémentaire : l'ensemble fonctionne alors comme une coaptation parfaite.* L'apparition d'un détail complémentaire héréditaire chez d'autres espèces peut être considérée comme un cas de *parallélisme.*

Ce détail complémentaire n'a d'ailleurs rien à voir avec celui qu'a créé le moulage précédent ; la présence d'un bouclier isolé entraîne un moulage des endopodites 1 d'*Alpioniscus* par exemple, sans faire apparaître de lamelles latérales ventrales, détail complémentaire du bouclier chez les *Crinocheta*. Il en est de même de la gouttière des endopodites 1 de *Titanethes* qui imprime à l'apophyse génitale une forme elliptique sans faire apparaître de bouclier, détail complémentaire des lamelles latérales ventrales chez les *Crinocheta. Il s'agit donc du remplacement d'un détail somatique par une disposition héréditaire fonctionnant de façon identique.* Ces cas de parallélisme sont analogues à celui qu'a signalé Hovasse (1943) à propos du remplacement d'un accommodat tel que la pigmentation sous l'effet des rayons solaires par une pilosité épaisse (hypertrichose généralisée connue à l'état de mutation chez l'homme).

d) La plupart de ces coaptations peuvent être envisagées d'emblée réalisables ou immédiatement fonctionnelles sans évolution. On constate cependant une évolution chez certaines : coaptation apophyse génitale-endopodites 1 et appareil de rétention de l'*appendix masculina*. Mais il apparaît une différence essentielle entre ces deux évolutions. Celle de l'appareil de rétention de l'*appendix masculina* est faible, la coaptation restant assez grossière, et on peut considérer que son absence chez certains (ou tous ?), les *Eubelidæ* et les *Armadillidæ*, correspond à une régression. Il en est de même d'ailleurs de l'emboîtement des endopodites 1 (partie terminale) chez les *Scyphacidæ*. Par contre la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 se perfectionne d'une façon très nette, chez les *Crinocheta* surtout. Dans aucune famille de ce groupe n'apparaît une régression. L'évolution de la coaptation donne l'impression

d'un perfectionnement parallèle à l'adaptation aux conditions de vie dans des endroits secs.

Il semble donc que l'évolution progressive de cette coaptation est en liaison directe avec son utilité indiscutable, tandis que l'évolution faible et la régression de l'appareil d'accrochage de l'appendix masculina s'accorde parfaitement avec son manque d'utilité apparente.

CHAPITRE II. — ANALYSE SUCCINCTE DES COAPTATIONS DÉCRITES CHEZ D'AUTRES GROUPES

De nombreuses coaptations ont été décrites par différents auteurs, chez les Insectes par Cuénot, Poisson, Corset, Pesson ; chez les Scorpions par Hovasse, chez les Crustacés par Pérez, Mlle Macquart, Kollmann ; chez les Mollusques céphalopodes par Marmet.

Ces dispositions anatomiques étaient d'ailleurs connues depuis longtemps des systématiciens et les auteurs précédents n'ont fait que reprendre leur description, étudier leur développement et leur fonctionnement, dans le but d'élucider le problème posé par Cuénot au sujet de leur genèse.

Je rechercherai successivement chez ces groupes les principaux résultats acquis à propos des coaptations sexuelles des *Oniscoïdea :*

1° formation indépendante des détails anatomiques constitutifs de ces coaptations ;

2° existence indépendante de ces détails ;

3° rôle du contact dans la formation des coaptations ;

4° persistance de l'indépendance des détails complémentaires après la réalisation de la coaptation ;

5° relation entre l'utilité, la fréquence et l'évolution de ces dispositions anatomiques.

1. *La naissance indépendante des détails constitutifs des coaptations* est considérée par les auteurs comme un fait très général, utilisé d'ailleurs dans la définition donnée par Cuénot de ces formations anatomiques. Il n'en est pas moins vrai que nous sommes très peu fixés sur la forme fondamentale de ces détails. L'exemple des *Oniscoïdea* nous a montré que l'étude du développement normal de la coaptation n'éclaire pas entièrement le problème : l'*expérimentation demeure indispensable or elle manque totalement*

dans la plupart des groupes, et n'est pas même remplacée par l'étude précise du développement pour la plupart des coaptations.

Nous aurons l'occasion de reprendre cette question à propos du rôle du contact.

2. Si la naissance indépendante de ces détails est admise par tous les auteurs, il n'en est pas de même de leur *existence indépendante* qui est passée inaperçue de nombreux auteurs. Il est cependant possible de la dégager partiellement des descriptions ou des figures relatives à certaines coaptations.

Marmet (1935) a noté que chez les Octopodes, si l'appareil infundibulaire situé sur l'entonnoir est permanent, il n'en est pas de même de l'appareil palléal. Il est possible qu'il en soit de même chez certains Céphalopodes décapodes tels que les *Loligidæ* et les *Sepiolidæ* chez lesquels la saillie palléale s'atténue beaucoup après la mort.

Chez les crustacés décapodes Kollmann (1937) a noté, chez toutes les coaptations qu'il a décrites, une indépendance fréquente des divers éléments constitutifs de ces formations.

a) *Berceau antennulaire :* chez *Penæus sulcatus* aucun berceau n'existe malgré la proximité de la cornée et de la face dorsale du second article de l'antennale. Chez *Crangon* le berceau est présent mais l'œil ne peut s'y loger, faute d'un pédoncule assez long.

b) *Fosse orbitaire :* chez les Macroures nageurs, malgré une disposition heureuse du pédoncule oculaire il n'y a aucune fosse. Au contraire chez la Langouste la rigidité du pédoncule oculaire empêche la cornée de reposer dans la fosse. « La face orbitaire de la Langouste est un organe inutile » (*l. c.*, p. 132). Chez les Brachyures, à côté de formes telles qu'*Homola barbata* chez lesquelles n'existent pas de fosse orbitaire bien définie, on trouve des formes, telles que *Macropodia*, chez qui « la fosse orbitaire est petite mais sphérique, elle contiendrait l'œil si le pédoncule ne s'était allongé démesurément » (*l. c.*, p. 144).

c) Au sujet de l'*operculisation complète de la 3e patte mâchoire* des Brachyures, Kollmann a montré que sa réalisation dépend de la coexistence de nombreux dispositifs et ajoute : « Toutes ces particularités ne sont pas obligatoirement liées et peuvent évoluer sépament ».

Si de nombreux exemples d'existence indépendante des détails constitutifs des coaptations ont été mis en évidence par Kollmann

chez les Crustacés décapodes, il n'en est pas de même de Corset dans son étude des Insectes. Une telle indépendance existe cependant. N'ayant pas étudié moi-même ce matériel, j'ai dû en trouver des preuves par l'étude des figures, d'ailleurs excellentes, données par cet auteur; mais il est certain qu'on pourrait les multiplier par une recherche systématique sur le matériel lui-même.

a) *Coaptation scutellaire.* — Cette coaptation qui relie le scutellum et le bord interne des élytres offre beaucoup d'analogie avec la coaptation aphophyse génitale-endopodites 1 des *Oniscoïdea* quant à l'aspect des différents organes en coupe transversale : le scutellum figure assez bien l'apophyse génitale par sa forme en champignon dans sa partie libre et les élytres offrent quelque ressemblance avec les endopodites 1.

La coaptation, telle que l'a décrite Corset, consiste dans la partie antérieure en une pénétration du bord interne des élytres dans une dépression latérale du scutellum. Dans la partie postérieure le bord interne des élytres pénètre plus ou moins profondément sous l'extrémité postérieure libre du scutellum. Mais Corset n'a pas analysé avec suffisamment de détails cette coaptation : il n'a pas signalé notamment la présence, sur la face dorsale des élytres de nombreuses espèces non loin du bord interne, d'une gouttière qu'il a cependant figurée dans les coupes transversales sous la forme d'une encoche : *Trox hispidus* (*l. c.*, fig. 94), *Œceoptoma thoracica* (fig. 75*b* et *c*), *Scolytus ratzeburgi* (fig. 154*a*), etc... Chez cette dernière espèce le bord interne des élytres appliqué contre la concavité latérale du scutellum offre en coupe transversale l'aspect d'un crochet dont la partie dorsale, évidée et plissée. Or, Corset signale que, chez certaines espèces, telles *Necrophorus vespillo* (fig. 74*c*), *Cassida viridis* (fig. 157*c*), *Œceoptoma thoracica* (fig. 75*a*), *Staphylinus cœsareus* (fig. 68*a*) cette gouttière de l'élytre reçoit le bord recourbé du scutellum. Par contre, il omet de dire que chez *Trox hispidus*, *Scolytus ratzeburgi* par exemple, cette gouttière existe mais le scutellum, peu développé, ne l'atteint pas. Dans la partie moyenne de la coaptation d'*Œceoptoma thoracica* le scutellum est au contraire trop développé et dépasse cette gouttière, tandis que dans sa région postérieure il est trop court et ne l'atteint pas.

Inversement dans la partie postérieure de la coaptation chez *Staphylinus cœsareus* (fig. 68*c*) et chez *Oryctes nasicornis* (fig. 114) le

scutellum a un développement suffisant mais la gouttière est absente. Il en est de même chez *Dysticus marginalis* où, dans la partie postérieure, le scutellum est bien développé mais la gouttière, absente sur la face dorsale, est située à l'opposé sur la face ventrale de l'élytre et est donc parfaitement inutile.

b) *Coaptation métathoracique.* — Chez *Patrobus rufipennis* (*l. c.*, fig. 39) Corset a noté que « les ourlets inférieurs des élytres, recourbés sous la face interne, sont maintenus au fond de la gouttière métathoracique par les coussinets dont la partie supérieure, pliée à angle droit, fait saillie à l'intérieur de la gouttière ». L'ensemble, en coupe transversale, figure deux crochets recourbés en sens inverse et emboîtés l'un dans l'autre. Par contre Corset a omis de noter que chez certaines espèces telles *Cantharis hœmorrhoïdalis* (*l. c.*, fig. 126), *Tenebrio molitor* (*l. c.*, fig. 127), etc..., les coussinets sont également fortement recourbés, par contre les ourlets inférieurs des élytres ne le sont nullement, si bien que le crochet des coussinets est un détail inutile.

Au contraire chez *Cicindella campestris* (fig. 128), *Gyrinus elongatus* (fig. 64), les ourlets sont recourbés tandis que les coussinets présentent une face interne plane.

Il est certain qu'une étude détaillée du matériel lui-même mettrait ainsi en évidence de nombreux détails qui, lorsqu'ils coexistent, assurent une coaptation parfaite, mais qui, très fréquemment sont isolés, donc parfaitement inutiles.

Chez d'autres insectes on peut trouver dans les descriptions des différents auteurs de semblables manques de correspondance entre des constituants habituels des coaptations. Cuénot (1941) a signalé sur les pattes ravisseuses de *Nepa*, *Lacotrephes*, *Ranatra*, à l'extrémité de la gouttière fémorale, une épine triangulaire derrière laquelle passe le tarse uniarticulé. Cette épine, très développée chez les deux derniers genres, fait figure de taquet d'arrêt maintenant le tibia dans sa rainure. Par contre Cuénot ne signale pas que chez *Esema Brevipennis* (*l. c.*, fig. 51) ce taquet existe mais est situé beaucoup trop loin pour que l'extrémité du tarse et à plus forte raison du tibia, ne l'atteigne. Rabaud a signalé (1925) qu'une épine toute semblable existe sur le fémur des pattes moyennes de *Notonecta* dans la région antérieure, alors que le tibia ne se rabat nullement sur le fémur.

Cuénot (1921) compare les soies marginales du fémur de la patte

ravisseuse de *Nepa* auxquelles correspondent des soies semblables, plantées sur le tibia, à un écrin à couteaux. Or Rabaud a rappelé que chez *Notonecta* de pareilles rangées de soies existent au même endroit alors que le tibia ne se rabat pas sur le fémur.

Rabaud a également signalé à propos de la coaptation fémur-tibia des pattes saltatrices que chez certaines espèces, la sauterelle verte par exemple, le fémur présente une gouttière mais la hanche ne peut s'y loger faute d'un reploiement suffisant.

Chez certains Hémiptères aquatiques qui ont perdu l'aile membraneuse Cuénot (1941) a signalé que la gouttière de l'élytre qui, chez les espèces à quatre ailes, reçoit le bord antérieur de l'aile membraneuse pendant le vol, subsiste avec ses deux brosses.

Hovasse (1923) dans une étude détaillée de la pince des Scorpions signale que chez le petit scorpion noir du midi de la France *Euscorpius flavicaudis* de Geer, la pince du pédipalpe, oscillant autour de son articulation, peut se rabattre sur l'article précédent, sa base se loge dans une gouttière sur la face antérieure de cet article, une forte épine qui se trouve dans cette gouttière pourrait être prise pour un butoir. Or, c'est seulement chez certains grands individus que la correspondance existe entre le contour convexe du propodite et celui de l'éperon. Chez tous les jeunes et chez beaucoup d'adultes la pince n'arrive pas à toucher l'épine.

Chez les Isopodes existent de nombreuses coaptations ayant trait à l'enroulement. Une des principales est la coaptation partie céphalique-partie postérieure du corps : les courbures de ces deux parties opposées se correspondent plus ou moins bien. La correspondance est parfaite chez *Armadillidium vulgare* et chez *Armadillo officinalis* par exemple. Il faut d'abord noter que chez de nombreux isopodes non enroulables : *Oniscidæ* supérieurs et *Porcellionidæ* supérieurs ces courbures sont très semblables. La régularité de la courbure abdominale, en continuité avec celle des pleurépinières thoraciques, est obtenue quand on passe des formes inférieures de ces deux familles *(Philoscia, Metoponorthus)* aux formes supérieures *(Oniscus, Porcellio)* par un élargissement du pléon. Ce caractère est donc indépendant de la réalisation de la coaptation.

Cependant ce n'est encore là qu'une convergence très grossière. La correspondance de l'extrémité postérieure (telson et uropodes) avec la tête (rebord occipito-frontal) nécessite une modification de

la tête pour assurer la fermeture exacte de la boule (Verhoeff 1907) et un effacement des exopodites des uropodes (Vandel 1943). Or il est intéressant de remarquer que :

a) Les exopodites des uropodes peuvent s'effacer sans que l'animal s'enroule : *Armadilloniscus*, *Stenoniscus*, qui s'appliquent étroitement contre le substratum, comme la plupart des *Oniscoïdea* d'ailleurs. Chez ces espèces la tête n'est pas modifiée.

b) Les exopodites des uropodes et la tête peuvent être modifiés sans que l'animal s'enroule : par exemple chez *Emydodillo* (Verhoeff, 1926) qui s'applique très étroitement au substratum.

c) L'animal peut s'enrouler sans que ni la tête ni les uropodes ne soient modifiés : *Cylisticus convexus*.

d) L'animal peut s'enrouler sans que les uropodes soient modifiés tandis que la tête l'est : *Eleoniscus* (Racovitza 1907).

e) Par contre chez *Porcellium* la tête n'est pas modifiée alors que les exopodites des uropodes sont courts et le telson élargi à la façon des *Armadillidiidæ*.

On observe donc chez les *Oniscoïdea* à propos de l'enroulement :

1° *Une indépendance entre l'évolution convergente des courbures, antérieure et postérieure, et la faculté d'enroulement*, puisque l'un ou l'autre peut exister isolément ;

2° *Une indépendance entre l'évolution de la courbure antérieure et celle de la courbure postérieure*, aussi bien chez les formes qui s'enroulent que chez celles qui ne s'enroulent pas.

Chez les *Armadillidium* appartenant au sous-genre *Pseudoardillidium* il y a de même indépendance entre la gouttière qui paraît destinée à loger l'antenne et cet appendice lui-même : la gouttière est bien dessinée, bien que moins profonde que chez *Armadillidium s. str.*, mais les articles médians de l'antenne, trop longs, ne peuvent s'y loger : leur coude fait saillie à l'extérieur. Cette disposition existe chez les jeunes et s'exagère chez les adultes de grande taille.

Signalons enfin chez les *Porcellionidæ* une speudo-coaptation : la face latérale externe du basipodite des uropodes est creusée en gouttière et pourrait loger le bord pleural du 5e segment abdominal si celui-ci n'était pas très éloigné de cette gouttière et orienté obliquement. Cette convergence de formes n'est jamais transformée en coaptation chez les *Porcellionidæ*. Elle pourrait l'être chez les formes enroulables par suite du rapprochement des

néopleurons abdominaux et des uropodes. Mais chez les *Armadillidiidæ* le basipodite de l'uropode n'est plus en face du 5e néopleuron : il est rejeté ventralement et ne présente plus de gouttière, pas plus d'ailleurs que l'exopodite qui fait face au néopleuron. Chez les *Armadillidæ*, par contre, le basipodite présente une gouttière où pénètre le bord distal du néopleuron, mais il n'est pas sûr que cette gouttière soit homologue de celle des *Porcellionidæ* ;

3° *Rôle du contact.* — Il semblerait à première vue qu'il existe une grande différence entre les coaptations sexuelles des *Oniscoïdea*, où j'ai mis en évidence l'importance du rôle du contact dans la transformation des formes correspondantes en coaptation, et les coaptations décrites chez les autres groupes.

De fait Cuénot ne parle jamais du contact et insiste au contraire sur la précision de l'union des différentes parties de chaque coaptation nées indépendamment l'une de l'autre. Corset au cours de son étude du développement des coaptations des insectes, ne laisse aucun doute sur l'importance du contact mais n'en parle pas dans ses conclusions. Marmet, par contre, met bien en valeur ce rôle chez les Céphalopodes. Ainsi, à propos de l'appareil d'accrochage du manteau il note que chez *Octopus* la fossette et la saillie du manteau disparaissent après la mort. Il note de même que l'accrochage est actif chez de nombreux groupes : tous les Octopodes sauf les *Argonautidæ*, parmi les Décapodes les *Loligidæ* et les *Sepiolidæ*.

Enfin chez les *Sepiarii* dont Marmet a observé quelques stades du développement des deux parties complémentaires, il note (*l. c.*, p. 49) : « A ce stade (taille de 9 mm.) la structure histologique définitive n'est pas complètement acquise. S'il y a donc réellement accrochage ce n'est donc pas, chez les Céphalopodes, le dernier phénomène du développement de l'appareil. Il y a au moins une période pendant laquelle il peut y avoir réaction des deux moitiés de la coaptation l'une sur l'autre, sinon un moulage définitif ». Kollmann, faute d'avoir pu étudier le développement des Décapodes, ne peut faire que des hypothèses mais est persuadé de l'existence de cette phase de la formation des coaptations. Il parle en effet de moulage réciproque à propos de la fosse orbitaire de *Dromia*, de l'engrenage des dents de la pince, de la constitution du cadre buccal fermé par la 3e patte mâchoire. A propos de

l'appareil d'accrochage de l'abdomen des Brachyures Kollmann note que chez les femelles adultes où la fossette abdominale disparaît en étant comblée par des parties molles : « On a la sensation que si l'accrochage pouvait continuer à se faire la fossette ne semblerait pas devoir disparaître » (*l. c.*, p. 176).

Au sujet des Insectes, je ne peux être que d'accord avec la critique de Kollmann adressée à la phrase de Corset relative à « la perfection minutieuse avec laquelle se prépare une pièce coaptante de remplacement dans sa gaine larvaire » (Corset, *l. c.*, p. 239).

Tout d'abord Corset note (*l. c.*, p. 327) que « dans la coaptation des organes nouvellement formés, chez les insectes à métamorphoses incomplètes comme chez les insectes à métamorphoses complètes, la coaptation facultative et la coaptation définitive comportent trois temps : dans le premier temps les pièces encore molles et plus ou moins déformables s'emboîtent l'une dans l'autre : dans le second, sous la poussée de l'air et surtout du sang, elles prennent leur extension définitive, dans le troisième les cellules chitinogènes, par l'opposition de strates de chitine donnent aux pièces coaptantes leur rigidité et leur forme décisive ».

Quant à l'assemblage des « organes complètement formés » Corset le décrit ainsi : « Avant l'assemblage les pièces coaptantes peuvent être plus ou moins en contact appareil alaire des Lépidoptères et des Vespides : mais, le plus souvent, l'assemblage se fait au moment précis où l'organe entre en fonction. Une des pièces coaptantes, d'ordinaire plus saillante glisse (hamules des Hyménoptères) ou coulisse (S alaire des Hémiptères Hétéroptères) dans une gouttière plus ou moins différenciée où elle peut être simplement accrochée ou fortement serrée. »

Il est donc clair que *dans tous les cas la coaptation se termine par un moulage réciproque.*

Corset a d'ailleurs donné, volontairement et involontairement quelques exemples précis.

Les élytres des Coléoptères présentent des formations parfaitement symétriques, ce qui est tout à fait normal puisqu'il s'agit d'organes pairs. Le schéma donné par Corset fig. 170 montre que l'assemblage entraîne un déplacement des languettes médianes. Mais cet auteur n'a noté là qu'une partie du rôle joué par le contact : ces languettes médianes et les bords supérieur et inférieur d'affrontement sont entièrement déformés par le contact et

leur forme définitive est quelquefois très éloignée de leur forme fondamentale. Il suffit de passer en revue toutes les figures données par Corset de l'assemblage des élytres chez différentes espèces pour voir que la symétrie primitive des deux organes a complètement disparu à la fin du travail des cellules chitinogènes.

Voici enfin un dernier exemple donné par cet auteur (*l. c.*, p. 305) concernant la coaptation de la région antérieure du bord sutural des élytres d'un *Sternocera boucàrdi* (Coléoptère) : « On sait que cette coaptation est réalisée, chez les *Sternocera* fig. 124, par un bouton saillant pénétrant dans une cavité correspondante. Or chez l'individu il n'y a ni bouton, ni cavité bien formés, mais d'un côté un mamelon au milieu d'une dépression circulaire et, de l'autre une cavité peu profonde, entourée d'un bourrelet circulaire saillant. Cette anomalie supposée s'explique par un accident survenu au moment de la coaptation : il existe alors deux saillies molles et égales dont aucune n'a cédé complètement au moment de la poussée ». Malgré la réserve que fait Corset au sujet de l'observation de ce cas unique il est tout à fait probable que la forme fondamentale des détails complémentaires (qui sont portés par des organes pairs) est bien une saillie arrondie du bord interne de chaque élytre.

Mais faute d'expérimentation, l'étude du développement ne pouvant suffire, Corset n'a pas vu le rôle très important du contact, qui ne se limite pas à adapter les surfaces mais peut également créer de nombreux détails.

Il serait nécessaire de reprendre entièrement l'étude des coaptations chez les insectes en employant la méthode du déploiement indépendant, facile à pratiquer en prélevant l'un ou l'autre des détails complémentaires au sortir de sa gaine larvaire.

Il est possible cependant, en s'appuyant sur les résultats de l'étude expérimentale des coaptations sexuelles chez les *Oniscoïdea*, de prévoir certains résultats. Je prendrai deux exemples typiques : la coaptation scutellaire et la coaptation des élytres entre elles.

a) *Coaptation scutellaire.* — Corset n'a figuré nulle part la forme fondamentale des élytres chez *Trox hispidus*, *Scolytus ratzeburgi*, *Œceoptoma thoracica*, *Cassida viridis*, *Necrophorus vespillo*, *Staphylinus cœsareus*, etc...

Il est probable que le bord interne de ces élytres développé indépendamment du scutellum ne présenterait aucune gouttière dor-

sale. Cette gouttière, de même que le crochet qui termine l'élytre (en coupe transversale) chez certaines espèces telle que *Scolytus ratzeburgi* est certainement due à l'écrasement du bord interne de l'élytre contre le scutellum. L'analogie est en effet frappante avec la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les *Oniscoïdea*, où j'ai mis un tel mécanisme en évidence dans le modelage du bord interne des endopodites 1.

b) *Coaptation des élytres entre elles.* — Au sujet de la coaptation de ces organes symétriques et complémentaires par nature, j'ai pu retrouver sur les figures données par Corset des dispositions trop analogues à celles que j'ai obtenues par voie expérimentale ou observées à l'état naturel chez les *Oniscoïdea*, pour que leur formation ne soit pas analogue.

D'une façon générale toutes les dispositions asymétriques reliant des organes symétriques peuvent être imputées à l'action du contact.

Il est probable par exemple que chez *Tenebrio molitor* (*l. c.*, fig. 127*a*) la gouttière dorsale de l'élytre gauche, dans laquelle pénètre le bord interne de l'élytre droit arrondi en forme de condyle, résulte entièrement du contact. La ressemblance est en effet frappante avec la coaptation d'accrochage des endopodites 1 chez *Trichoniscus*. La même remarque peut s'appliquer à *Macrolistes major* (*l. c.*, fig. 80), *Cionus* (*ibid.*, fig. 152), *Balaninus nucum* (*ibid.*, fig. 153), etc..

De même la coaptation de l'épipleure élytral avec les stermiques thoraciques et abdominaux doit également recéler des cas de moulage réciproque, si on en juge par la figure 82 que donne Corset à propos de la coaptation élytres-abdomen chez *Adalia bipunctata*, où la gouttière élytrale paraît nettement due à la poussée du stermite abdominal.

Enfin l'analogie entre la coaptation des pièces de la spiritrompe des Lépidoptères et la coaptation d'accrochage des endopodites 1 chez *Oritoniscus* ou *Deto* est trop grande pour que la formation ne soit pas analogue.

Les figures données par Pesson (1944) d'un stylet de l'appareil buccal d'une Coccide (Hémiptère) dans sa gaine larvaire (*l. c.*, fig. 53) et du même organe coapté (*ibid.*, fig. 31 et 32) montrent que l'interaction au moment de la mue nymphale joue un rôle important car la correspondance des détails est loin d'être absolue.

Il paraît donc certain que le moulage réciproque prend une part

prépondérante lors de la formation de la plupart des coaptations, et notamment des plus précises : bouton pression des Hémiptères, élytres des Coléoptères, valvules de la tarière des Orthoptères, des Hémiptères et des Hyménoptères, spiritrompe des Lépidoptères et pièces buccales des Hémiptères.

Comme chez les *Oniscoïdea* une étude expérimentale précise permettrait de dresser une classification analogue à celle de Corset mais tenant compte de la perfection des formes correspondantes fondamentales et du rôle du contact dans la réalisation de la coaptation définitive. Il ne manquerait certes pas de coaptations provenant comme celle de l'accrochage des endopodites 1 chez *Trichoniscus*, de formes correspondantes ne réalisant primitivement aucune coaptation (par exemple celles des élytres de *Sternocera*).

De même on trouverait des coaptations dans l'élaboration desquelles le contact ne doit pas jouer un rôle aussi grand. Parmi celles-ci il est probable que figureraient le jugum des Hépialides et de certains Micropterygides, le frein et le rétinacle des Hétérocères, les hamules des Homoptères et des Hyménoptères (bien que pour ces derniers il semble, d'après Corset, que la gouttière de l'aile antérieure se différencie sous l'effet des hamules).

Enfin il est des cas où le rôle du contact n'est peut-être pas nul mais très réduit : c'est le cas des pattes ravisseuses. Il n'est cependant pas exclu que le rabattement du tibia sur le fémur peu après la mue ne perfectionne la gouttière de cet article et ne fasse apparaître le petit logement du tarse latéralement à l'épine butoir.

Il faut d'ailleurs remarquer que cette coaptation est très grossière. Les figures données par Corset ne laissent aucun doute à ce sujet.

4° L'étude du développement des coaptations au cours des mues postérieures à leur réalisation, chez les *Oniscoïdea*, nous a montré que chez certaines *l'indépendance des constituants continuait à se manifester par des allométries de croissance.*

Il est évidemment impossible de retrouver de tels exemples chez les insectes holométaboles, la coaptation n'étant propre qu'à l'imago, de même d'ailleurs que la plupart des dispositifs décrits chez les insectes à métamorphoses incomplètes (bouton pression et accrochage alaire des Hémiptères, ovopositeur des Orthoptères par exemple). Par contre chez les crustacés Mlle Macquart et Kollmann ont signalé de nombreux cas d'évolution indépendante.

Exemples : pince préhensile du 2e gnathopode des Amphipodes,

pour laquelle la coaptation effective chez les jeunes disparaît chez l'adulte *(Orchestia gammarella, O. cavinata, O. mediterranea)*. Mlle Macquart a noté également que la coaptation des uropodes et du front de l'isopode enroulable *Dynamene bidentata* disparaît chez le ♂ adulte.

Chez les Décapodes Kollmann a montré par de très-nombreux exemples que la disparition de la coaptation pollex-dactyle est un fait général chez les adultes. Les exceptions sont rarissimes *(Paguristes maculatus)*. La coaptation disparaît par suite de l'orientation diverse des mors de la pince.

Il en est de même de la coaptation entre la pince et la carapace, grossière chez les ♀ et disparaissant chez les ♂ adultes de certaines espèces *(Homola spinifrons, Maia verucosa)*.

Enfin l'appareil d'accrochage de l'abdomen des Brachyures fournit un bel exemple de disparition chez l'adulte (♀, et ♂ sacculiné).

5° La question de *l'utilité des coaptations* a déjà fait couler beaucoup d'encre. Des auteurs, tels que Corset et Rabaud, ont entrepris par des expériences de mettre à l'épreuve telle ou telle coaptation en opérant dans des conditions qui, malgré toutes les précautions prises, ne manquent pas d'être artificielles.

En effet, la question de la vitalité des opérés mise à part, l'animal n'en est pas moins suivi qu'au cours d'une fraction insignifiante de sa vie et aucun des auteurs précédents n'a porté son attention sur le comportement des opérés en face des « problèmes » qui se posent à un insecte quelconque ; chercher sa nourriture, se reproduire, échapper aux prédateurs et à l'action des agents atmosphériques. Un résultat, surtout négatif, devra être accepté sous toutes réserves tant que ces conditions n'auront pas été étudiées. Il ne manque pas de circonstances au cours de la vie d'un animal qui peuvent échapper à l'expérimentation de l'observateur. A ce sujet le rebondissement de la question de l'utilité de l'accrochage des ailes chez les Hyménoptères est suggestif et doit rappeler les expérimentateurs à de la prudence dans leurs conclusions (cf. Cuénot 1941, p. 206-207).

De même des comparaisons entre insectes au sujet de la présence de tel ou tel caractère dans le but de juger de l'importance de ce caractère devront tenir compte d'une façon rigoureuse du mode de vie de ces animaux ; on ne peut évidemment comparer que ce qui est comparable.

Il est ainsi certaines coaptations qui mériteraient d'être étudiées expérimentalement telles : le bouton pression des Hémiptères aquatiques dont la survivance chez des formes purement aquatiques (Nèpes, Ranatres) n'implique que la négation d'une disparition automatique par effet du non-usage selon un schéma lamarkien, la coaptation des élytres chez les Coléoptères, l'appareil de saut des Elatérides, les rétinacles des Décapodes nageurs, etc...

Le seul critère d'inutilité actuelle ne peut être donné que par le résultat négatif d'une mise en concurrence d'opérés et d'individus normaux, suivis pendant une fraction importante de leur vie et placés dans des conditions de milieu variables (agents physiques, prédateurs, raréfaction de la nourriture, etc...).

Il est cependant des coaptations dont l'utilité est indiscutable dans l'accomplissement d'une certaine fonction.

Ainsi les expériences de Corset sur le frein de certains Lépidoptères, l'appareil d'accrochage hémélytral des Hémiptères paraissent concluantes, de même celles du Dr Moreau sur les hamules des abeilles.

Ce sont là des coaptations qui commandent le vol ou le favorisent seulement dans certains cas.

Leur grand développement chez les meilleurs voiliers (Sphyngides pour le frein, Vespides pour les hamules) est d'ailleurs très significatif. Si on pense à l'importance du vol pour la vie de l'animal : recherche de sa nourriture, accouplement, dispersion de l'espèce, ponte (par exemple chez les Hyménoptères parasites) on devrait s'attendre à une présence générale chez les insectes qui volent de la même façon et qui sont de taille comparable.

C'est effectivement ce qui se passe pour l'appareil d'accrochage hémélytral des Hémiptères, les hamules des Hyménoptères, le frein (ou les dispositions qui lui suppléent : le jugum ou le couplage amplexiforme des ailes) des Lépidoptères. De même les coaptations précises des pièces buccales des Lépidoptères et des Hémiptères, qui comptent parmi les plus parfaites sont d'une utilité évidente. La question soulevée par Rabaud de savoir si la succion est une adaptation, n'a rien à voir avec la réalisation d'une disposition optima de ces pièces à l'intérieur du type. Or ces coaptations sont générales. Il en est de même de celles qui unissent les pièces de la tarière des Orthoptères, Hémiptères et Hyménoptères. Ici l'utilité de la coaptation est évidente. Elle a fait l'objet d'une étude détail-

lée de Cape de Baillon (1920 et 1922) citée par Corset (*l. c.*, p. 283 à 287).

Il faut également placer parmi les coaptations utiles : le bouton pression des Céphalopodes, particulièrement développé chez tous les bons nageurs.

Si la présence d'une coaptation utile chez des animaux présentant un même genre de vie paraît être un fait général, cela ne veut pas dire que certaines dispositions, de fréquence plus restreinte, ne peuvent pas conférer aux espèces qui les présentent un avantage sur les espèces qui en sont dépourvues. Cet avantage qui se manifeste par exemple par une plus grande fréquence dans le milieu commun peut également entraîner une répartition plus vaste.

Tel paraît être le cas de l'enroulement.

Au sujet des *Oniscoïdea*, Arcangeli et Verhoeff ont émis l'hypothèse qu'il pouvait présenter, outre un moyen de défense contre les prédateurs, un moyen de résister à la sécheresse. De fait les formes enroulables sont très nombreuses dans les régions chaudes et sèches : *Armadillidiidæ* dans la zone méditerranéenne, *Eubelidæ* et *Armadillidæ* dans la zone tropicale.

Plus récemment Vandel (1943) en admettant cette interprétation au sujet des *Armadillidiidæ*, des *Eubelidæ* et des *Armadillidæ*, met en doute la portée générale de cette constatation en montrant que l'enroulement se retrouve aussi bien chez des formes aquatiques *Sphæromidæ* par exemple que chez des formes humicoles ou cavernicoles.

Il n'est d'ailleurs pas sûr que chez certaines espèces marines l'enroulement n'entraîne pas une certaine préservation contre la sécheresse ; ceci peut en effet s'appliquer aux espèces qui vivent dans la zone de balancement des marées. Panouse (1940) a montré en effet que le Sphéromien *Campecopea hirsuta*, localisé dans les touffes de *Lichina* sur des rochers découverts à marée basse, peut résister longtemps à la sécheresse (1 jour en atmosphère sèche, 5 à 6 jours dans les touffes humides) en restant enroulé. Ce laps de temps dépasse donc amplement la durée des exondations et permet de le considérer comme bien adapté à son milieu de vie habituel. Quoi qu'il en soit il semble bien que, pour les *Oniscoïdea*, les coaptations d'enroulement les plus perfectionnées se rencontrent chez les familles les plus adaptées à la vie terrestre, vivant dans des endroits secs : *Tendosphæridæ*, *Armadillidiidæ*, *Eubelidæ*, *Armadillidæ* et chez

les *Tylidæ* : *Helleria*. Au contraire les formes les moins bien enroulables ne vivent que dans les lieux humides : *Tylos* pour les *Tylidæ* ; *Actæcia* pour les *Scyphacidæ*, *Cylisticus*, *Porcellium*, *Eleoniscus* chez les *Porcellionidæ* ; *Buddelundiellidæ* chez les *Synocheta*.

Si pour ces formes la sécheresse n'est pas une cause de sélection, il n'en reste pas moins que la défense contre les prédateurs peut agir dans le même sens, pour toutes les formes enroulables.

Cette affirmation de nombreux auteurs, jamais étayée par l'expérimentation, est considérée aujourd'hui comme un lieu commun sans valeur réelle. Les expériences que j'ai faites sur différents lots de cloportes les uns enroulables, les autres non enroulables, en les soumettant à l'action d'un prédateur : la poule, qui en est très friande, confirment d'une façon nette que l'enroulement procure un pourcentage appréciable de chances de survie aux espèces qui en sont dotées.

Les expériences ont été faites dans un espace clos restreint pour permettre un dénombrement facile des survivants et réalisant un milieu naturel voisin de celui où on trouve les Oniscoïdes (feuilles mortes, brindilles, pierres, mousse). Chaque expérience a porté sur 100 individus de chaque catégorie.

Suivant la durée de l'expérience j'ai obtenu :

Durée illimitée : aucun survivant (En fait : $t > 5$ minutes).

Durée limitée
- courte durée (2 minutes ; 1 seule poule) : non enroulables : 20 o/o de survivants ; enroulables : 54 o/o de survivants.
- longue durée (2 minutes 1/2 ; 3 poules) : non enroulables : 0 o/o de survivants ; enroulables : 18 o/o de survivants.

En mettant en concurrence les espèces enroulables, les unes s'enroulant en une boule parfaite (*Armadillidium vulgare*), les autres s'enroulant moins bien (*A. Pseudosphærium nasatum*) j'ai obtenu :

(Durée limitée : 1 minute ; 1 poule)
- enroulement parfait : 52 o/o de survivants.
- enroulement imparfait : 38 o/o de survivants.

Conclusion : Si le repos du prédateur n'est pas interrompu la faculté d'enroulement n'assure aucune survie. Par contre, si le prédateur est dérangé dans son repas, ce qui peut arriver fréquemment dans la nature, les espèces qui s'enroulent survivent aux espèces non enroulables dans une proportion très appréciable. *D'après mes observations attentives du déroulement des expé-*

riences, cette survie est due à ce que le prédateur repère avant tout le mouvement et, à ce point de vue, les espèces incapables de s'enrouler sont moins bien dotées que les espèces enroulables pour se maintenir dans un état d'immobilité complète. De même *Armadillidium vulgare* qui s'enroule en une boule parfaite se maintient enroulé beaucoup plus longtemps qu'*A. pseudosphærium nasatum* qui forme une boule très imparfaite. Sans avoir pu répéter cette expérience faute d'individus en nombre suffisant avec *Armadillo officinalis* et *Eluma purpurascens* qui s'enroulent d'une façon parfaite, j'ai cependant constaté que ces espèces se mettent rapidement en boule, dès qu'on remue les feuilles qui les abritent, et restent très longtemps enroulées.

Ces résultats ont certainement une valeur réelle :

1° parce que ces Oniscoïdes vivent dans le même milieu ;

2° parce que les études de divers auteurs : J. Ford, H. Chitty, A. D. Middleton, Th. H. Scheffer et Cl. Cottam sur les estomacs de divers oiséaux insectivores ont montré que les *Oniscoïdæ* constituent une part importante de la nourriture de ces oiseaux : la perdrix par exemple.

S'il est donc possible de reconnaître pour certaines coaptations des signes certains d'utilité, et notamment pour celles qui ont trait à la locomotion, aux pièces buccales, à l'appareil de ponte et à la défense contre les prédateurs, *il en est de très nombreuses dont l'utilité semble très problématique.*

Le plus grand nombre a trait à un emboîtement plus ou moins grossier des appendices entre eux ou avec le corps à la position de repos.

C'est dans cette catégorie qu'on pourrait ranger par exemple la coaptation endopodites 2-exopodite 5 et l'emboîtement de la partie distale des endopodites 1 parmi les coaptations sexuelles étudiées chez les *Oniscoïdea*.

Exemples dans les autres groupes d'animaux :

Crustacés : Gnathopode creusé d'une gouttière chez certains Amphipodes ; la plupart des coaptations décrites par Kollmann chez les Décapodes : articles de la grande pince des Alphéidés, pinces ravisseuses de certains Décapodes ; coaptation dactyle-propodite ; berceau antennulaire, fosse orbito-antennaire ; coaptation des appendices thoraciques avec le corps, coaptation abdomen-stermites thoraciques.

Arachnides : coaptation de la pince du pédipalpe avec le carpopodite chez *Euscorpius flavicaudis*.

Insectes : coaptation fémur-tibia des pattes ravisseuses de certains Hémiptères aquatiques, des Mantides, etc... ; coaptation élytrale de certains Hémiptères ; sillon antennaire de certains Hémiptères et Coléoptères ; coaptation du rostre de *Cryptorrhynchus lapathi* avec le prosternum et le mésosternum ; coaptation du bord externe des élytres avec le thorax, l'abdomen, le taquet des hanches métathoraciques chez certains Coléoptères. Or il est remarquable que ce sont précisément ces coaptations :

1° qui sont *les moins constantes d'un groupe à l'autre pour un genre de vie identique ;*

2° *qui varient*, chez les crustacés, *au cours de la vie de l'individu* et sont le plus souvent *détruites à l'état adulte, soit chez un sexe soit chez les deux ;*

3° qui présentent d'un groupe à l'autre une *évolution le plus souvent régressive sans qu'il y ait changement dans le genre de vie.*

Enfin parmi les coaptations « de luxe » peuvent prendre place certaines dispositions telles que :

l'ajustement des pièces de l'appareil musical des Longicornes ; la coaptation fémur-tibia de certaines pattes saltatrices ; la coaptation saillie posternale-cavité mésosternale des Throscides et des Buprestres ; certaines coaptations sexuelles telles que la coaptation de l'élytre de la ♀ et du tibia du ♂ chez *Lebia grandis*. Il s'agit là encore de formations isolées qui ne sont nullement l'apanage d'un genre de vie particulier.

Conclusion.

Il a donc été facile de retrouver au cours de cette revue rapide des coaptations décrites chez d'autres groupes les principaux résultats de l'étude des coaptations sexuelles chez les *Oniscoïdes* et notamment la nature indépendante des détails complémentaires et le rôle prédominant du contact. Certes il reste beaucoup de points obscurs, mais il semble qu'une étude précise de l'anatomie et de l'écologie des différents groupes, appuyée par des documents paléontologiques, apporterait des éléments nouveaux indispensables à la compréhension de l'évolution de ces dispositifs.

Il n'en reste pas moins vrai que, même à ce point de vue, les coaptations des Insectes, par exemple, apportent des preuves certaines à l'appui de l'hypothèse d'une liaison entre leur fréquence et leur évolution progressive d'une part et leur utilité d'autre part. Une évolution progressive s'observe dans l'agencement des pièces de la tarière des Orthoptères ou dans l'accrochage des ailes des Hyménoptères, coaptations dont l'utilité est évidente. Il peut certes y avoir des exceptions, pour l'appareil musical de certains Insectes par exemple. Il nous suffit de savoir que ce sont des exceptions pour avoir le droit d'invoquer le hasard, c'est-à-dire un calcul de probabilités.

CHAPITRE III. — HYPOTHÈSES SUR LA FORMATION ET L'ÉVOLUTION DES COAPTATIONS

L'explication de la naissance et de l'évolution des coaptations ne peut faire appel qu'à des *causes naturelles*, c'est-à-dire à des facteurs internes ou externes, ou à une action combinée de ces deux sortes de facteurs.

1. — Théorie lamarkienne.

Certains auteurs tels que Marmet et Kollmann ne voient d'autre explication possible à la naissance des coaptations que dans l'*hérédité des caractères acquis*. Aussi périmée et impossible à concevoir que se présente actuellement cette hypothèse, il est facile, dans le cas des coaptations, de lui opposer que les deux moitiés de la coaptation ne sont pas, même chez les Oniscoïdes, en contact direct ; l'élaboration de la forme fondamentale des détails complémentaires s'effectue en toute indépendance. Marmet répond à cette objection, pour le bouton pression des Céphalopodes « il n'y a pas eu moulage ontogénique, mais faut-il en conclure qu'il n'y a pas eu moulage phylogénique » (1935, p. 58). C'est donc invoquer le recul du temps, à la fois pour affirmer l'existence d'une forme hypothétique et pour permettre l'inscription dans le génôme du caractère acquis : double invraisemblance. Kollmann suggère pour tenter d'expliquer l'action du contact sur la cellule germinale

« qu'une de ces hormones ou substances caractéristiques des « organisateurs » apparaisse au premier contact des organes à coapter et transmissible héréditairement pourrait être responsable du développement des coaptations » (*l. c.*, p. 202). On ne voit pas comment une substance pourrait naître du contact de deux organes chitinisés qui s'accolent à un moment tardif de l'ontogénèse. L'hypothèse lamarkienne ne faisant appel, d'une façon directe ou indirecte, qu'aux seuls facteurs externes est à rejeter. Il apparaît d'ailleurs que ses protagonistes n'ont recours à elle qu'en désespoir de cause sans y croire réellement. Sa base essentielle l'hérédité des caractères acquis est inacceptable puisque contredite par toutes les expériences tentées pour la démontrer.

2. — Théorie de l'induction.

Pesson (1944) considérant avec juste raison que la formation des coaptations est liée au problème plus général de l'édification des formes du corps, établit un rapprochement entre l'action des centres organisateurs et différenciateurs responsables de l'édification de la symétrie du corps, et la formation des coaptations qu'il définit comme des *structures asymétriques et complémentaires*. Si cette définition est exacte lorsqu'on considère les deux moitiés de la coaptation une fois assemblées, rien dans la formation indépendante de chacun des détails complémentaires ne révèle l'asymétrie dont parle Pesson. Il s'agit en effet de détails anatomiques existant deux à deux symétriquement par rapport au plan de symétrie de l'animal : ceci est vrai à la fois pour les détails portés par les organes impairs, comme l'apophyse génitale des Oniscoïdes, le scutellum des insectes, certaines pièces de la tarière des Hyménoptères ; pour les organes pairs qui s'unissent directement, comme les endopodites 1 des Oniscoïdes, les élytres des Coléoptères ou les pièces buccales des Lépidoptères, les pièces de l'ovopositeur des Orthoptères et enfin pour toutes les coaptations reliant des organes différents, c'est-à-dire l'immense majorité des coaptations.

Il est bien établi pour les coaptations reliant directement des organes pairs que les détails complémentaires sont parfaitement symétriques avant le contact. Le schéma de Corset (*l. c.*, fig. 170) relatif à l'aspect des élytres des Coléoptères avant l'assemblage et

mes observations relatives aux endopodites 1 des Oniscoïdes démontrent d'une façon formelle cette symétrie primitive. L'asymétrie d'une telle coaptation n'est redevable qu'à l'entrée en corrélation mécanique des deux ébauches. Pesson ne donne pas de figure comparative des stylets droit et gauche dans leur gaine larvaire mais il est probable qu'ils sont également symétriques. S'ils ne l'étaient pas, ce fait représenterait une véritable exception.

La question peut cependant être posée de savoir si l'un des deux détails complémentaires peut induire l'autre, sans invoquer pour cela une raison analogue à celle de Kollmann. Il est difficile de répondre formellement. Toujours est-il que, d'après nos connaissances actuelles, il semble que certains détails, précisément ceux qui distinguent chez les Vertébrés les classes, les ordres et les espèces (structure de la peau et de ses glandes, formations pigmentaires, cerveau et organes des sens, etc...) que n'ont pu jusqu'ici changer dans leur structure fine les techniques embryologiques, « ne correspondent certainement pas à une induction plus ou moins vigoureuse mais à des propriétés inhérentes à la cellule d'une classe, d'un ordre ou d'une espèce donnée » (Dalcq, 1941, p. 511).

3. — Théorie mutationiste.

A propos des structures ectodermiques des vertébrés Dalcq remarque que ces caractères sont précisément semblables à ceux que les généticiens font varier chez les Invertébrés et ajoute : « Tout porte à croire que ces parachèvements de la différenciation sont régis par des gènes et qu'ils ont procédé, dans l'évolution, de mutations factorielles » (*ibid.*).

Il faut remarquer à propos des détails constitutifs des coaptations *qu'il s'agit également de différenciations infimes et tardives de l'ectoderme, qui varient d'un ordre d'une famille, d'un genre et même quelquefois d'une espèce à l'autre.*

Il est certain que l'on connaît jusqu'ici peu de mutations capables de produire ces détails. Cependant, vis-à-vis de certains d'entre eux comme les hamules des Homoptères et des Hyménoptères, le frein des Lépidoptères, les dents d'engrenage des multiples coaptations décrites chez les insectes de même que les épines et les dents d'engrenage de la coaptation apophyse génitale-

endopodites 1 des *Oniscoïdes*, on connaît des mutations portant sur les soies : « mutation singed » (poils tordus), « mutation bristled hairy » (poils supplémentaires) chez la Drosophile. On connaît également des mutations portant sur les ailes : « mutation curved, curled, bow » des Drosophiles, qui entraînent une courbure plus ou moins forte d'un bord, comparable, d'assez loin, à la courbure en S des élytres et des ailes des Hémiptères. Par ailleurs la réduction des uropodes chez les Décapodes Brachyures et chez les Isopodes enroulables entre bien dans le cadre des mutations. Je signale à ce propos que j'ai trouvé des exemplaires d'*Armadillo officinalis* chez lesquels l'exopodite de l'uropode, très réduit normalement, a complètement disparu soit d'un seul côté soit des deux. S'agit-il d'une mutation ? La question est à l'étude.

Malgré la rareté de ces exemples il semble bien que les détails des coaptations soient raisonnablement assimilables à des mutations : on ne connaît aucune autre variation héréditaire capable de faire apparaître par exemple un caractère sexuel secondaire nouveau sur un péréiopode (tel que ceux qui constituent la pince préhensile du 7e péréiopode d'*Haplophthalmus danicus* et qui varient d'une espèce à l'autre).

Par ailleurs l'apparition brusque de ces détails, telle qu'elle ressort de l'étude de la phylogénie des *Trichoniscidæ* et de l'étude du développement de la coaptation reliant l'apophyse génitale et les endopodites 1 des *Oniscoïdea*, correspond au mode d'apparition des mutations. De même l'existence de séries parallèles, non reliées par des ancêtres directs possédant eux-mêmes ces caractères, semble évoquer le jeu de mutations homologues, telles qu'on en connaît de nombreuses chez des espèces ou des genres voisins.

Comment peut-on rendre compte de la formation des coaptations sous l'effet de mutations. D'une part il est possible qu'une même mutation fasse apparaître simultanément les deux détails complémentaires, ou du moins modifie un détail préexistant en même temps qu'elle en fait apparaître un autre. La formation de la pince de *Trichoniscoïdes cadurcensis furcillatus* où la naissance de l'apophyse du propodite, jusqu'ici inconnue chez d'autres espèces, semble contemporaine à la courbure de la grosse soie du carpopodite, droite chez de nombreuses espèces, pourrait éclairer d'un jour nouveau le problème de l'apparition de certaines coaptations et notamment des pinces préhensiles. Mais peut-on généra-

liser à toutes les coaptations ? N'est-il pas possible d'envisager que la formation d'une coaptation résulte de la rencontre fortuite de deux détails génotypiques indépendants.

Il semble extraordinaire à la plupart des auteurs que deux mutations successives fassent apparaître juste en face deux détails complémentaires.

Mais l'obstacle principal est surmonté maintenant que nous possédons de nombreux exemples d'existence indépendante de l'un ou l'autre des détails, à la même place, chez des espèces ou des genres voisins, et également de nombreux exemples de coexistence, chez une même espèce, de ces détails mais mal placés.

Il n'est d'autre part plus question d'imposer à ces détails, comme le faisaient Cuénot et Corset, une précision rigoureuse : il suffit qu'ils se correspondent d'une façon grossière quant à la forme ; le moulage réciproque consécutif à l'entrée en corrélation mécanique fortuite des deux formes correspondantes au cours de l'ontogénèse suffit à transformer une coaptation primitivement grossière (quand elle existe même réellement) en coaptation précise.

Dès lors il suffit de concevoir que chez une même espèce apparaissent successivement des détails existant isolément chez d'autres espèces. L'apparition des coaptations se réduit donc à une probalité de coexistence de deux mutations, chacune d'elles étant homologue de celles que l'on connaît chez d'autres espèces. Cette probabilité d'apparition simultanée étant égale au produit des deux probabilités est certainement faible. Elle est encore affaiblie par le fait que les détails complémentaires doivent se correspondre. Aucun calcul n'a été fait pour la pince préhensile des *Haplophthalminæ* ou des *Armadillidiidæ*, faute d'une connaissance suffisante de toutes les espèces au point de vue des caractères sexuels secondaires, mais il est très possible que le produit des probabilités d'apparition de chacun des détails complémentaires donne une probabilité d'apparition de la coaptation très proche de celle que révèle la systématique de ces groupes : pour l'un et l'autre cette probabilité ne peut être plus faible puisqu'une seule espèce, dans l'un et l'autre groupe, est pourvue d'une pince préhensile.

Nous avons vu par ailleurs que des détails isolés peuvent entraîner la formation de coaptations fonctionnelles en déterminant l'apparition sur l'organe antagoniste d'un détail complémentaire somatique. Le remplacement de ce détail par un caractère hérédi-

taire, comme dans le cas de la coaptation apophyse génitale-endopodites 1 des *Oniscoïdea* fonctionnant de façon analogue mais non identique morphologiquement, écarte la coaptation lamarkienne de l'hérédité des caractères acquis. Ce remplacement peut être interprété comme un *avantage* car il permet sans nul doute une coaptation plus ferme et plus précise, diminuant les chances de malformation, donc de stérilité dans le cas de la coaptation envisagée précédemment.

Il est cependant certain que dans un groupe donné le nombre d'espèces présentant simultanément et dans une position convenable les deux détails complémentaires correspond à une probabilité d'apparition supérieure à celle que donnerait le calcul, si ce dernier était possible. Cette constatation implique ou bien que les deux caractères ne sont pas toujours indépendants, ou bien qu'un processus intervient, avantageant l'espèce dotée de la coaptation. Ce processus est la *sélection darwinienne*.

Cuénot (1926) et Corset qui ne fait que s'en référer à l'avis de Cuénot nient l'existence de la sélection naturelle en tant que facteur directeur de l'évolution.

Selon Cuénot la sélection darwinienne ne peut plus être invoquée « par suite de la rupture de deux anneaux de sa chaîne logique : le premier est celui de la mort différentielle..., le second anneau est celui de l'utilité des divers stades qui se succèdent ».

Or Cuénot (1932) a lui-même reconnu que si la mort n'est pas différenciatrice quand il s'agit d'espèces homogènes vivant dans un milieu sensiblement constant et déjà adaptées à ce milieu, elle peut par contre devenir différenciatrice lorsque le milieu se modifie graduellement.

L'histoire du peuplement de la terre au cours des périodes géologiques apparaît précisément liée à ces changements de milieu, d'ordre biologique ou cosmique.

La seule façon rationnelle de critiquer une théorie c'est de la mettre à l'épreuve de l'expérience. Or les résultats de ces essais bien que peu nombreux ont apporté des confirmations certaines à la réalité de la sélection naturelle : citons ceux de P. L'Héritier, Y. Neefs et G. Tessier qui ont mis en concurrence des Drosophiles sauvages et des mutants à ailes vestigiales. Alors que dans des conditions normales ces mutants, moins vigoureux sont rapidement éliminés, ils deviennent prédominants sur la race sauvage

dans un élevage à l'air libre au bord de la mer. Les observations de Weldon ont montré que dans certaines baies les *Carcinus mœnas* de grande taille sont éliminés beaucoup plus que les petits par l'eau chargée de vase. Celles de Di Cesnola ont montré que les Mantes dont l'homochromie est la meilleure sont les moins détruites par les oiseaux. Les expériences citées à propos de l'enroulement des *Oniscoïdea* apportent également une confirmation certaine de l'existence de la sélection.

Il en est d'autres, telles que celles de Kellog et Bell sur les Coccinelles *Hippodamia* ou celles de Pearl sur la couleur des Poussins qui semblent montrer l'identité des éliminés et des survivants. Ces expériences peuvent signifier tout au plus que certaines mutations sont de faible amplitude et ne donnent pas prise à la sélection, ou une prise très faible.

Cuénot reconnaît en définitive l'existence de la sélection : « la sélection n'en existe pas moins mais elle agit, non sur des individus, mais sur des totalités, espèces, races ou écotypes, en raison de leur aptitude physiologique globale à vivre dans des conditions données » (1941, p. 101).

Dire que la sélection ne peut porter que sur des populations est une affirmation sans fondement expérimental. Son action sur des mutants isolés n'implique qu'une probabilité plus restreinte mais néanmoins suffisante étant donné la généralité actuelle des mutations et la durée des temps géologiques. Cette probabilité peut d'ailleurs être augmentée du fait que l'espèce est abondante. Il se peut également que les grands changements climatériques qui marquent l'histoire du globe aient entraîné une fréquence plus grande des mutations tout en accentuant l'effet de la sélection naturelle.

Il est d'autre part certain que la constitution physiologique globale, dans un milieu donné, peut jouer un rôle de premier plan, on connaît des mutations (mutations albines de la souris, mutation mélanique de *Biston betularia*, etc...) qui s'accompagnent de changements d'ordre physiologique sur lesquels porte la sélection. La connaissance de telles mutations présente l'avantage d'expliquer la persistance de caractères indifférents (ici la couleur) par le fait qu'ils sont accompagnés de changements pouvant être avantageux : cas de *Biston betularia* par exemple.

Mais la généralisation de ces exemples serait en contradiction avec toutes les expériences précitées puisque la sélection a porté

sur un seul caractère : les ailes dans le cas de la Drosophile, la couleur dans celui des Mantes, l'enroulement pour les Oniscoïdes. Dans le cas de la Drosophile il est même évident que *le caractère ailes vestigiales l'emporte sur la constitution physiologique globale plus forte du type sauvage.*

Cuénot (*ibid.*, p. 110) pense également réduire le rôle de la sélection, par la spécialisation qu'elle entraîne, à l'occupation des places vides ou peu peuplées. Ce rôle n'est pas négligeable et correspond à l'action sélective d'un changement de milieu, par migration par exemple. L'histoire des flores et des faunes successives est faite de ces migrations. L'arrivée dans un milieu nouveau peut d'ailleurs déterminer un rajeunissement de la souche et être marquée par une explosion de formes nouvelles. Ainsi, selon Vandel (conférence à la Soc. Zool. de France, 10 avril 1946) l'arrivée des Oniscoïdes dans le bassin méditerranéen a été marquée par la naissance et l'épanouissement de familles nouvelles telles que les *Armadillidiidæ.*

Cependant le rôle de la sélection ne peut s'arrêter là : si on adapte le résultat expérimental de P. L'Héritier, Y. Neefs et G. Tessier au peuplement des îles australes, il est impossible de ne pas croire à un remplacement progressif des formes ailées primitives par des formes à ailes vestigiales.

De même que pour les Oniscoïdes enroulables : il semble que ces formes se substituent progressivement aux autres Oniscoïdes. Elles sont en effet apparues les dernières et devenues prépondérantes dans le bassin méditerranéen et les régions tropicales sans avoir encore éliminé leurs concurrentes.

Quant au « deuxième anneau » celui de l'utilité des divers stades, l'affirmation de sa faillite est purement spéculative. Nous avons pu constater sur des exemples précis que nombre de coaptations des Oniscoïdes *peuvent être réalisées d'emblée :* accrochage des endopodites 1, appareil de rétention de l'*appendix masculina*, pince préhensile d'*Haplophthalmus danicus* et de la plupart des autres espèces. La réalisation d'une coaptation expérimentale démontre cette affirmation. Nous avons pu constater également que les *premiers stades phylogéniques de la coaptation* apophyse génitale-endopodites 1, correspondant à l'apparition d'un seul détail complémentaire héréditaire, *sont parfaitement fonctionnels et utiles.*

Il apparaît donc que toutes les critiques faites à la sélection

darwinienne témoignent d'un manque d'expérimentation et ne résistent pas à l'examen de faits précis.

La sélection darwinienne existe, elle est une réalité qui, selon le mot d'Hovasse (1943), « s'impose et s'imposera de jour en jour ». Appliquée à l'évolution des coaptations, *elle est la seule théorie qui puisse l'expliquer de façon rationnelle*. Elle permet de comprendre à la fois le perfectionnement graduel à partir d'un dispositif d'emblée fonctionnel, tel qu'il se présente chez les coaptations utiles, et la régression ou la rareté des dispositifs indifférents ; les premiers étant sauvegardés par la sélection des plus aptes, telle qu'elle apparaît nettement dans l'expérience relative aux Oniscoïdes enroulables, les seconds n'étant pas protégés par la sélection et capables ainsi de disparaître sous l'effet de mutations affectant la forme ou la croissance des détails complémentaires ou des organes qui les portent : cette disparition peut d'ailleurs n'être que récente par suite d'une cessation de la sélection portant sur un dispositif primitivement utile.

RÉSUMÉ

LES COAPTATIONS SEXUELLES CHEZ LES *ONISCOIDEA*

Cette étude a réuni sous la dénomination de coaptations sexuelles un ensemble de dispositifs anatomiques intéressant les organes copulateurs des *Euoniscoïdea* (apophyse génitale, endopodites des 1re et 2e paires de pléopodes) et des caractères sexuels secondaires portés par le 7e péréiopode de certaines espèces.

Ces coaptations étaient soit mal connues : coaptation apophyse génitale-endopodites 1 des *Euoniscoïdea* supérieurs; soit inconnues des carcinologistes : coaptation apophyse génitale-endopodites 1 des *Trichoniscidæ*, coaptation d'accrochage des endopodites 1, appareil de rétention de l'*appendix masculina*, emboîtement des endopodites 1 des *Scyphacidæ*; soit mal interprétées, pince préhensile du 7e péréiopode.

I. — Résultats de l'étude anatomique.

Coaptation apophyse génitale-endopodites 1.

1. Cette coaptation existe chez les *Trichoniscidæ :* simple juxtaposition des trois organes chez certaines espèces; engrenage des trois organes chez d'autres espèces. Dans ce dernier cas l'apophyse génitale ou les endopodites 1 sont seuls différenciés.

2. La méconnaissance de cette coaptation, jointe à une erreur anatomique sur la position respective de l'apophyse génitale et des endopodites 1 des *Trichoniscidæ*, a conduit les systématiciens à employer une nomenclature impropre pour désigner les superfamilles des *Euoniscoïdea*. J'ai dû en proposer une autre remplaçant le terme d'*Endophora* (Verhoeff) par le terme de *Synocheta* (= canaux déférents soudés) (*Trichoniscidæ* et *Buddelundiellidæ*) et celui d'*Embolophora* (Verhoeff) par le terme de *Crinocheta* (= canaux déférents distincts) (*Euoniscoïdea* supérieurs).

3. Chez les *Crinocheta* supérieurs l'apophyse génitale est différenciée en même temps que les endopodites 1. Les détails complémentaires, bouclier de l'apophyse génitale et lamelles latérales ventrales des endopodites 1, sont très voisins de ceux observés isolément pour la coaptation des *Trichoniscidæ*.

4. L'union des trois organes varie suivant le niveau considéré; d'avant en arrière on observe une simple juxtaposition, puis un engrenage, un assemblage (union durable dans l'intervalle des mues) puis un engrenage avec chez les formes supérieures, des dents d'engrenage semblables à celles des insectes.

5. Chez les formes inférieures appartenant à la famille des *Scyphacidæ* on observe soit une simple juxtaposition des trois organes (*Deto*) soit un engrenage (*Scyphax*, *Armadilloniscus*) annonçant la coaptation perfectionnée des formes supérieures.

6. Les études incomplètes d'Arcangeli et de Verhoeff ont conduit ces deux auteurs à une interprétation fausse de la copulation.

Les endopodites 1 ne peuvent jouer en aucun cas le rôle d'organes copulateurs proprement dits et ne font que transmettre le sperme de l'apophyse génitale, solidaire de leur rotation lors de la copulation, aux endopodites 2 qui peuvent seuls pénétrer dans les orifices génitaux femelles.

Coaptation d'accrochage des endopodites 1.

7. Chez certains *Trichoniscidæ* et chez *Deto*, la coaptation par juxtaposition de l'apophyse génitale et des endopodites 1, incapable d'assurer la solidarité des trois organes pendant l'érection, est doublée d'une coaptation reliant solidement la partie proximale des endopodites 1.

8. Les détails complémentaires sont des lamelles latérales dorsales existant indépendamment de toute coaptation chez de nombreuses espèces.

Appareil de rétention de l'appendix masculina.

9. Chez les *Trichoniscidæ* supérieurs et certains *Crinocheta* supérieurs, l'extrémité de l'endopodite du 2e pléopode est logée, à l'état de repos, dans une gouttière marginale de l'exopodite du 5e pléopode fermée par l'enroulement des deux pellicules de chitine. Cette coaptation disparaît chez les formes les plus évoluées des *Crinocheta* supérieurs.

Pinces préhensiles du 7e périopode.

10. Les différenciations composant la pince préhensile du 7e périopode de certaines espèces s'observent isolément, ou simultanément mais en l'absence de toute coaptation, chez de nombreuses espèces voisines.

II. — Développement et étude expérimentale.

11. Pour toutes ces coaptations les détails complémentaires se développent chez le jeune soit côte à côte soit isolément pendant la phase de la croissance précédant la maturité sexuelle.

12. L'étude expérimentale du développement, de la régénération et du déploiement de chaque organe en l'absence de son vis-à-vis a établi que, même dans le cas d'un développement côte à côte (coaptation apophyse génitale-endopodites 1), il n'y a pas moulage réciproque initial.

13. Les formes correspondantes fondamentales peuvent ne réaliser qu'une coaptation grossière, ou aucune coaptation.

14. Dans tous les cas les formes correspondantes initiales, venant en contact l'une de l'autre après le rejet de l'exuvie (1re phase) se moulent étroitement lors du gonflement des organes (2e phase) et cette entrée en corrélation mécanique transforme la correspondance grossière en coaptation précise qui s'achève lors du dépôt des strates de chitine (3e phase).

15. Cette entrée en corrélation mécanique adapte les contours et peut créer des détails nouveaux qui ne participent pas toujours à la coaptation. La coaptation est d'autant plus précise que le moulage réciproque final est plus accentué.

16. Pour certaines coaptations l'état parfait, acquis à la mue de puberté, ne se maintient pas au cours du développement ultérieur. La nature indépendante des deux moitiés de la coaptation se manifeste par une destruction partielle de leur correspondance consécutive à des allométries de croissance des organes complémentaires.

17. Dans des cas particuliers de la régénération j'ai pu réaliser une coaptation en tous points semblable à une coaptation naturelle reliant des appendices, de formes correspondantes, mais normalement séparés (endopodites 1 des *Crinocheta* supérieurs).

III. — Formation et évolution de ces dispositifs anatomiques.

18. L'anatomie comparée des *Euoniscoïdea* révèle que les détails complémentaires peuvent exister indépendamment l'un de l'autre : soit isolément, soit simultanément mais sans se correspondre.

19. Les coaptations qui paraissent indispensables à l'animal (coaptation apophyse génitale-endopodites 1 ou son succédané l'accrochage des endopodites 1) existent chez toutes les espèces et présentent une évolution progressive continue parallèle à l'adaptation des espèces aux climats secs.

20. Par contre les coaptations dont l'utilité est très problématique (toutes les autres) sont soit très rares (pinces préhensiles), soit présentes irrégulièrement, à évolution faible suivie d'une régression totale (emboîtement des endopodites 1 des *Scyphacidæ*, appareil de rétention de l'*appendix masculina*).

21. Une revue rapide des coaptations décrites chez d'autres groupes d'animaux (crustacés, insectes, mollusques céphalopodes) a permis de retrouver les principaux traits des coaptations sexuelles des *Euoniscoïdea*.

22. La nature ectodermique des détails composant les coaptations, leur apparition brusque et tardive au cours de l'ontogénèse, leur existence indépendante dans des lignées parallèles, les rapprochent des produits de certaines mutations germinales.

23. La réalisation d'une coaptation parfaite peut être envisagée comme résultant de la coexistence de détails apparus isolément et généralement à la même place chez certaines espèces (mutations homologues).

24. L'obtention d'une coaptation expérimentale reliant des organes de forme correspondante, mais normalement séparés, montre qu'une coaptation apparaît au cours de l'ontogénèse par suite de l'entrée en corrélation mécanique fortuite et heureuse d'ébauches indépendantes.

25. Il est également possible que certains dispositifs coaptatifs soient sous la dépendance d'une mutation unique modifiant un détail préexistant tout en faisant apparaître le détail complémentaire (pince préhensile de *Trichoniscoïdes cadurcencis furcillatus*).

26. La sélection darwinienne est seule capable de faire comprendre de façon rationnelle comment une telle disposition, qui peut être d'emblée fonctionnelle, peut être conservée et peut évoluer progressivement lorsqu'elle est utile, ou au contraire régresser au cours de l'ontogénèse ou de la phylogénèse quand elle est inutile.

SUMMARY

We have brought together under the name of *sexual coaptation* various anatomical systems wich are associated morphologically and physiologically :

1. The copulatory organs of the *Euoniscoïdea :* The genital apophysis (= penis) and the endopods of the first pair of pleopods ; the endopods of the second pair of pleopods ; and the exopods of the fifth pair.

2. We also include secondary sexual charaters which are borne by two successive articles of the seventh leg of the males of certain species and which appear as a prehensile pincer.

There exists a coaptation between the genital apophysis and endopods in *Trichoniscidæ*. It presents in the superior *Oniscoïdea* (*Embolophora* of Verhoeff) a progressive evolution, from the *Scyphacidæ* to the *Armadillidæ*. The terms of Verhoeff, *Endophora* and *Embolophora*, which are based on anatomical errors, must be replaced by the terms *Synocheta* (fused vasa deferentia) and *Crinocheta* (separate vasa deferentia) to designate the two superfamilies of *Euoniscoïdea*.

This coaptation is doubled in certain genera of the two superfamilies by a coaptation which joins directly endopods 1 and which functions in an analogous manner.

Endopods 2 are present, while at rest, in a closed gutter along the internal border of exopod 5.

The secondary sexual characters which constitute together the prehensile pincer of pereiopod 7 of certain species are found separately in numerous neighbouring species.

Comparative anatomical studies and the study of the actual functioning of these coaptations in the various families allow us to state the following principles :

1. The structures which compose most of these coaptations exist quite separately in certain species.

2. The coexistence of these structures does not necessarily imply the realisation of a coaptation.

3. Those coaptations which seem indispensable exist in all species and present a progressive evolution ; those coaptations whose utility appears very problematical are rare, and have a feeble evolution followed by a total regression.

Study of the development and the formative mechanism of these coaptations shows that each of the complementary organs which constitute the coaptation is formed independently, but that at moulting the coaptation, at first rather coarse, is transformed into a precise coaptation by interaction of the soft and plastic organs followed by the laying down of chitin. This interaction adapts the outlines and creates new details which do not always belong to the coaptation itself.

Experimental creation of a coaptation confirms the above results.

Certains coaptations are destroyed after their formation because of growth allometries of the two complementary organs.

A rapid review of the coaptations which have been described by various authors in other groups of animals (Insects, Crustacea, Arachnids, Molluscs) shows a confirmation of the above results.

The formation of a coaptation may be considered as resulting from the coexistence of details which appeared separately, and generally at the same position in certain species — homologous mutations.

It is also possible that certain coaptations may have been formed as the result of a single mutation which modified a preexisting detail while at the same time it brought out the complementary detail.

Darwinian selection is the only theory which leads us to understand in a rational way how such a structure as a coaptation, which can be immediately functional, may be preserved and evolve progressively if it is useful, while it may on the contrary regress in ontogeny or phylogeny if it is useless.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1923. Arcangeli (A.). — Caratteri sessuali secondari e confirmazione dell'apparato copulatore di *Philoscia elongata* Dollf (*Ph. pulchella* B. L.) nel periodo riproduttivo. *Boll. mus. Zool. ed anat. comp. Torino*, t. **28**, n° 3, 7 p., 1 Pl.

1927. — Osservazioni sopra l'apparato copulatore degli Isopodi terrestri. *Ricerche di Morf. e Biol. anim.*, t. **1**, n° 2, Napoli, pp. 121-159.

1929. — Specie nuove o poco note del genere *Periscyphis* Gerst. ed osservazioni sulle cavita incubatorie degli Isopodi terrestri. *Ann. Mus. Zool. R. Univ. Napoli*, N. Ser., t. **5**, n° 23, pp. 1-20.

1932. Barnard (K. H.). — Contributions to the Crustacean fauna of South Africa, n° 11. Terrestrial Isopods. *Ann. S. Afr. Mus. Cape-Town*, t. **30**, pp. 179-388.

1914. Brian (A.). — Contributo alla migliora conoscenza di due Trichoniscidi italiani *Trichoniscus* (*Androniscus*) *dentiger* Verh., *Trich.* (*Trichoniscoïdes*) *Mancinni* Brian. *Atti Soc. Ital. Nat. Mus. Civ. Milano*, t. **53**, 1.

1909. Calman (W. T.). — Crustacea A. Treatise on Zoology, t. VIII, *Appendiculata*, edited by Sir Ray Lankester, London.

1920. Cape de Baillon (P.). — Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et Grilloniens. I. La ponte et l'éclosion chez les Locustiens. *La cellule*, t. **31**, pp. 1-250.
1922. — *Ibid.* II. La ponte et l'éclosion chez les Grilloniens. Conclusions générales. *La cellule*, t. **32**, pp. 1-194.
1940. — L'embryogénie des monstres doubles de Phasmes. *Bull. Biol. France-Belg.*, t. **74**, 3, pp. 197-248.
1908. Carl. — Etude sur les Trichoniscides (Isopodes terrestres) de la collection de M. A. Dollfus. *Feuille des Jeunes naturalistes*, t. **38**, nº 453-455 ; t. **39**, nº 457, Paris.
1901. Chilton (C.). — The terrestrial Isopoda of New Zealand. *Trans. Linn. Soc. London* (2), t. **8**, Zool. pp. 99-152, pl. 11-16.
1915. — *Deto*, a subantartic genus of terrestrial Isopoda. *Journ. Linn. Soc. London*, t. **32**, Zool., pp. 435-456 ; tab. 39-40.
1931. Corset (J.). — Les coaptations chez les insectes. *Bull. biol. France-Belg.*, Suppl. **13**, 337 p.
1921. Cuénot (L.). — *La genèse des Espèces animales*, F. Alcan, Paris, 558 p.
1925. — *L'adaptation*, G. Doin, Paris, 420 p.
1926. — Les coaptations. La science moderne, 3e année, p. 39-48.
1941. — *Invention et finalité en biologie*, Flammarion, Paris, 259 p.
1922. Cuénot (L.) et Poisson (R.). — Sur le développement de quelques coaptations des insectes. *C. R. Ac. Sci. Paris*, t. **175**, p. 463.
1941. Dalcq (A.). — *L'œuf et son dynamisme organisateur*, Albin Michel, Paris, 582 p., 129 fig.
1938. Ford (J.), Chitty (H.), Middleton (A. D.). — The food of patridge chicks (perdix perdix) in great Britain. *Journ. of anim. Ecology*, 1938, pp. 251-265.
1883. Friedrich (H.). — Die Geschlechtsverhältnisse der Onisciden. *Ztschr. f. Naturw. Halle*, Bd **56**, p. 447-474.
1930. Guyénot (E.). — *La variation et l'évolution*, Doin, Paris, 2 vol.
1934. Hennequin (Mlle G.). — Mécanisme d'enroulement de *Sphæroma serratum*. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 12, pp. 23-30.
1923. Hovasse (R.). — Une coaptation chez le Scorpion noir. *Ann. Soc. linn Lyon*, t. **70**, p. 180.
1941. — Préadaptation ou postadaptation. *Bull. biol. France-Belg.* t. **75**, p. 410-420.
1943. — De l'adaptation à l'évolution par la sélection. *Actual. Sc. et Industr.*, III, 76 p., Herman, Paris.
1937. Kollmann (M.). — Coaptations et formes correspondantes chez les Crustacés décapodes. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, t. **10**, pp. 117-210, 2 pl.
1941. Legrand (J.-J.). — Sur quelques caractères sexuels secondaires connexes de l'appareil copulateur des Oniscoïdes. *Bull. Soc. Zool. France*, t. **66**, pp. 208-316.
1942 *a*. — Les Isopodes terrestres des environs de Paris. Description de quelques formes nouvelles. *Bull. Soc. Zool. France*, t. **67**, pp. 153-161.
1942 *b*. — Sur quelques coaptations sexuelles chez les mâles des *Haplophthalminæ* (Isopodes terrestres). *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. **215**, pp. 122-124.
1942 *c*. — Sur quelques coaptations sexuelles chez les mâles des *Trichoniscidæ* et *Armadillidiidæ* (Isopodes terrestres). *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. **215**, pp. 182-184.

1942 *d*. — Les Isopodes terrestres des départements de la Dordogne et du Lot-et-Garonne. I. Description des formes nouvelles. *Bull. du Mus.*, 2e sér., t. **14**, nº 6, pp. 406-410.

1943 *a*. — *Idem* (suite). *Bull. du Mus.*, 2e sér., t. **15**, nº 2, pp. 82-87.

1943 *b*. — Sur l'évolution de certaines coaptations relatives à l'enroulement des Isopodes terrestres supérieurs. *C. R. Ac. Sc. de Paris*, t. **216**. pp. 207-209.

1945. — Sur une coaptation connexe de l'appareil copulateur de certains Oniscoïdes supérieurs. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. **220**, pp. 535-537.

1937. L'Héritier (P.), Nerfs, Teissier (G.). — Aptérisme des Insectes et sélection naturelle. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. **204**, p. 907.

1936. Macquart (Mlle M.). — Etude de quelques coaptations chez les Crustacés. *Trav. St. Biol. Roscoff*, fasc. 14, pp. 5-47, 1 pl.

1935. Marmet (M.). — Le bouton pression des Céphalopodes. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, sér. II, t. **9**, pp. 23-61.

1937. Matisse (G.). — La question de la finalité en physique et en biologie. *Actual. Scient. et Ind.*, Hermann, Paris.

— *La philosophie de la nature*, 3 volumes, Alcan, Paris.

1941. Mercier (L.). — Les pattes à conformation dite « ravisseuse » de certains Diptères. *Bull. biol. France-Belg.*, t. **75**, fasc. 4, pp. 398-409.

1937. Moreaux (R.). — Le rôle de l'appareil de coaptation alaire chez l'abeille. *Bull. Soc. Sci. Nancy*, N. S., t. **2**, p. 60.

1896. Nemec (B.). — Studie on Isopodech II. *Sitz. Ber. Kon. bohm. gesell. Wiss.*, nº 25.

1940. Panouse (J.-B.). — Notes biologiques sur les Sphéromiens. *Bull. Soc. Zool. France*, t. **65**, pp. 93-98.

1917. Pearl. — The selection problem. *Amer. Natural.*, t. **51**, p. 65.

1928. Pérez (Ch.). — Sur l'appareil d'accrochage de l'abdomen chez les Décapodes Brachyures. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. **186**, p. 461.

1928. — Evolution de l'appareil d'accrochage de l'abdomen dans la série des Décapodes Brachyures. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. **186**, p. 648.

1929. — Caractères sexuels chez un crabe Oxyrhynque (*Macropodia rostrata* L.). *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. **188**, p. 91.

1944. Pesson (P.). — Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. *Monographies publiées par les Stat. et Labor. de rech. agron.*, Paris.

1922. Poisson (R.). — Sur l'appareil d'accrochage des ailes chez les Hémiptères aquatiques. *C. R. Soc. Biol.*, t. **87**, p. 1061.

1938. Prenant (M.). — *Darwin*. Ed. Soc. Intern. Paris, 322 p.

1925. Rabaud (E.). — Les phénomènes de convergence en biologie. *Bull. biol. France et Belg.*, suppl. **7**, 165 p.

1933. — L'interdépendance des ailes des Insectes et la capacité de vol. *Bull. biol. France et Belg.*, t. **67**, pp. 34-43.

1942. — *Transformisme et adaptation*, Flammarion, Paris, 265 p.

1919. Racovitza (E. G.). — Notes sur les Isopodes. *Arch. Zool. Expér. et Génér.*, t. **58**, p. 31-43.

1935. Scheffer (Th. H.) et Cottam (Cl.). — The crested Myna or chinese starling in the Pacific Northwest. *Tech. Bull.*, nº 467.

1860. Schöbl (J.). — Typhoniscus, eine neue blinde Gattung der Isopoda. *S. Ber. Akad. Wiss. Wien. Math. natw. Kl.*, t. **40**, pp. 279-330.

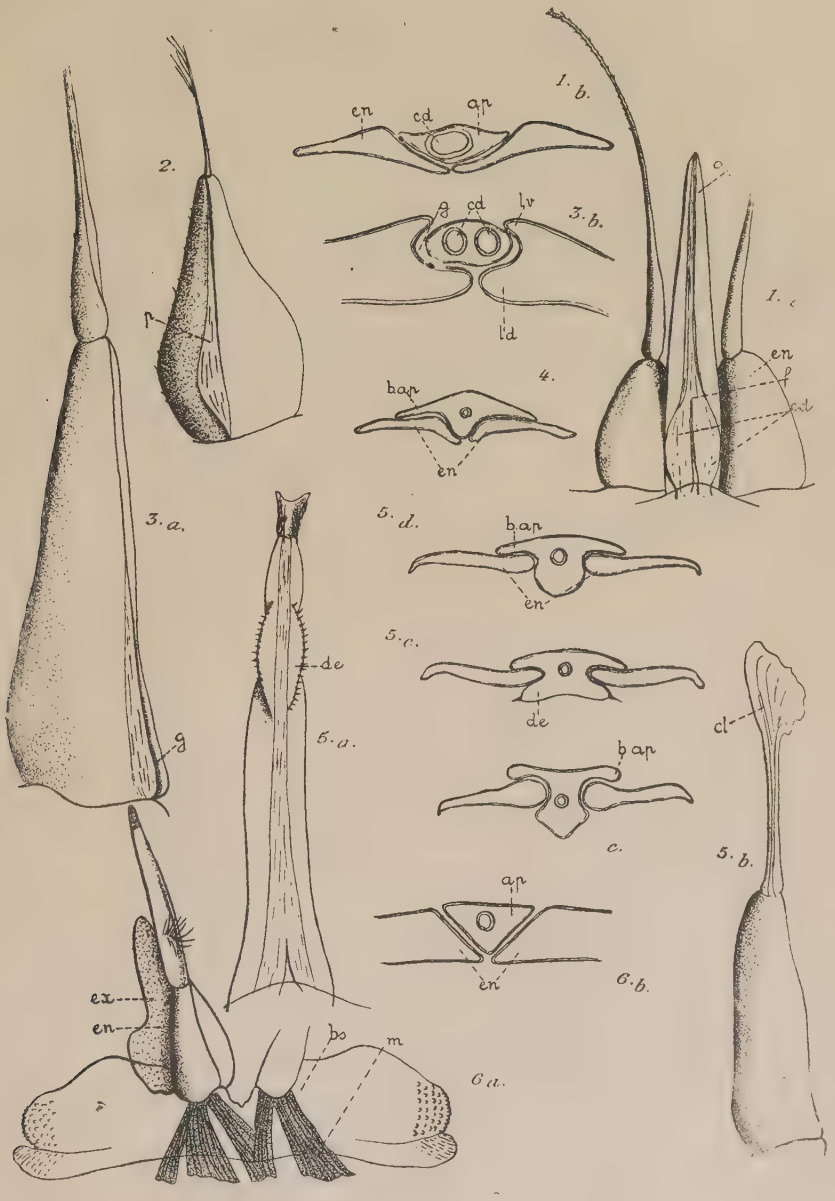
1880. — Ueber die Fortplanzung isopoder Crustaceen. *Arch. mikr. Anat. Bonn.*, t. **17**, pp. 125-140.
1931. Teissier (G.). — Croissance des Insectes. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, fasc. 9, pp. 29-238.
1934 — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Actual. Sc. et Ind.* I. Hermann, Paris, 38 p.
1925. Vandel (A.). — Recherches sur la sexualité des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. *Bull. biol. Fr.-Belg.*, t. **59**, pp. 317-371.
1942. — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. VIII. Les modalités de l'incubation chez les Isopodes volvationnels. *Bull. biol. Fr.-Belg.*, t. **76**, pp. 336-346.
1943. — Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des *Oniscoïdea* (Isopodes terrestres). *Bull. biol. Fr.-Belg.*, supp. **30**, 136 p., 77 fig.
1944. — Isopodes terrestres récoltés par M. Remy au cours de son voyage en Corse. *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, **83**. Notes et revue, n° 3.
1907. Verhoeff (K. W.). — Ueber paläarktische Isopoden 9. Aufsatz Neuer Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Armadillidium*. *Zool. Anz.*, t. **31**, pp. 457-505.
1920. — Ueber die Atmung der Landasseln. *Ztschr. f. wiss. Zool. Leipzig*, t. **118**, pp. 365-447.
1926. — Isopoda terrestria von Neu Caledonien und den Loyalty Inseln. *In* Fritz Sarazin et Jean Roux. *Nova Caledonia* A. Zoologie IV, livre II, pp. 241-366.
1936. — 51 Isop. Aufs. Studien über Isopoda terrestria. *Mttlg. Zool. Mus. Berlin*, t. **21**, pp. 79-163.
1938. — Weltstellung der Isopoda terrestria, neue Familien derselben und neues System. *Zool. Jahrb. Abt. System. Œkol. Geogr.*, t. **71**, pp. 253-264.
1939. — Von Dr G. H. Schwabe in Chile gesammelte Isopoda terrestria Diplopoda und Chilopoda. *Archiv. f. Naturgesch.*, N. F., t. **8**, pp. 301-324.
1881. Weber (M.). — Anatomisches über Trichonisciden. *Archiv. f. mikros. Anat.*, t. **29**, pp. 579-648.

PLANCHES IV A VI

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les Trichoniscidæ.

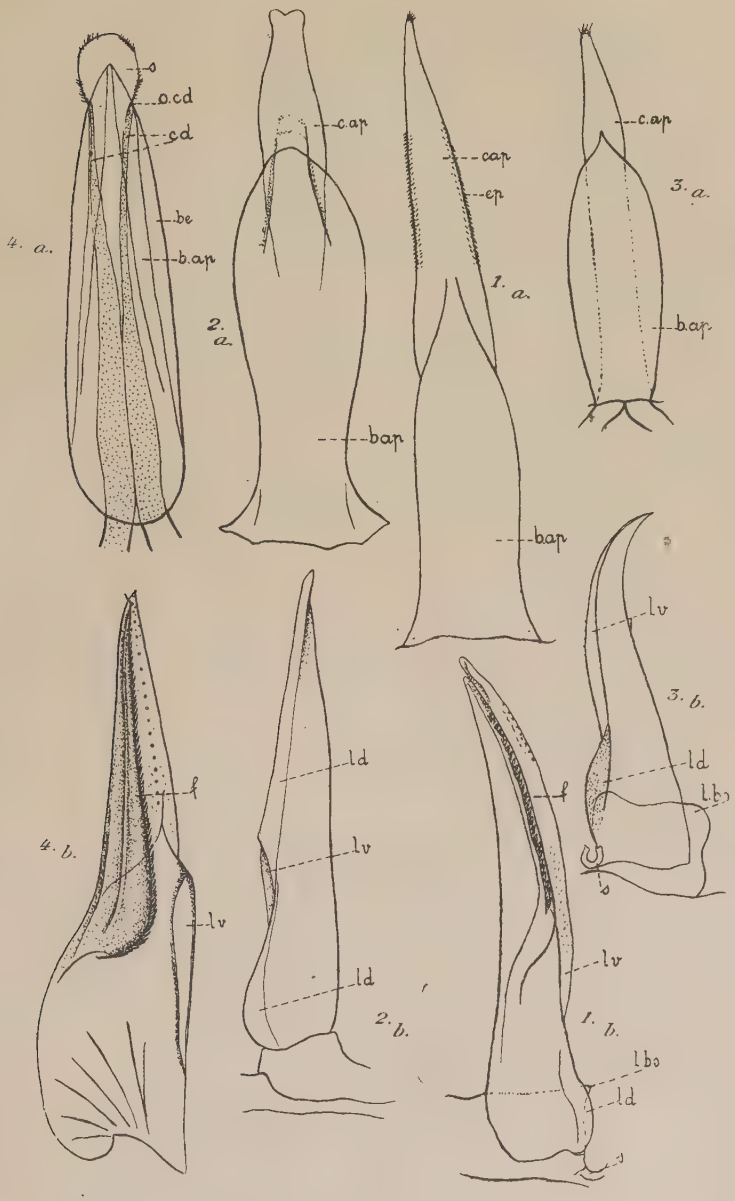
1 *a* et *b*. *Oritoniscus flavus* B. L. *ap* : apophyse génitale ; *en* : endopodite 1 ; *cd* : canaux déférents et leur fusion (*f*) (*a* : × 100 ; *b* : × 170).
2. *Hyloniscus riparius* Roch. *p* : pellicule ventrale de l'endopodite (× 170).
3. *a* et *b*. *Titanethes albus* Sch. *lv* : lamelle latérale ventrale de l'endopodite 1 ; *ld* : lamelle latérale dorsale ; *g* : gouttière latérale (*a* : × 60 ; *b* × 85).
4. *Alpioniscus heroldii* Verh. *bap* : bouclier de l'apophyse génitale ; *en* : endopodites 1 (× 85).
5. *a*, *b*, *c*, *d*. *Androniscus dentiger* Verh. *de* : disque denté de l'apophyse génitale ; *bap* : bouclier de l'apophyse ; *cl* : cuillère distale de l'endopodite 1 (*a* : × 170 ; *b* × 85 ; *c* × 330 ; *d* × 400).
6. *a*, *b*, *c*. *Haplophthalmus danicus* B. L. *ex* : exopodites, *en* : endopodite 1 ; *bs* : basipodite ; *m* : muscles moteurs de l'endopodite ; *ap* : apophyse génitale ; *bap* : bouclier apophyse génitale (*a* : × 85 ; *b* : × 200 ; *c* : × 400).


1. b.
en
cd
ap
2.
3. b.
g
cd
lv
l'd
p
1. c
c
en
l
4.
bap
en
3. a.
5. d.
bap
en
5. c.
de
de
5. a.
g
bap
c.
ap
en
6. b.
cl
5. b.
ex
en
bo
m
6. a.

EXPLICATION DE LA PLANCHE V

Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les Crinocheta.

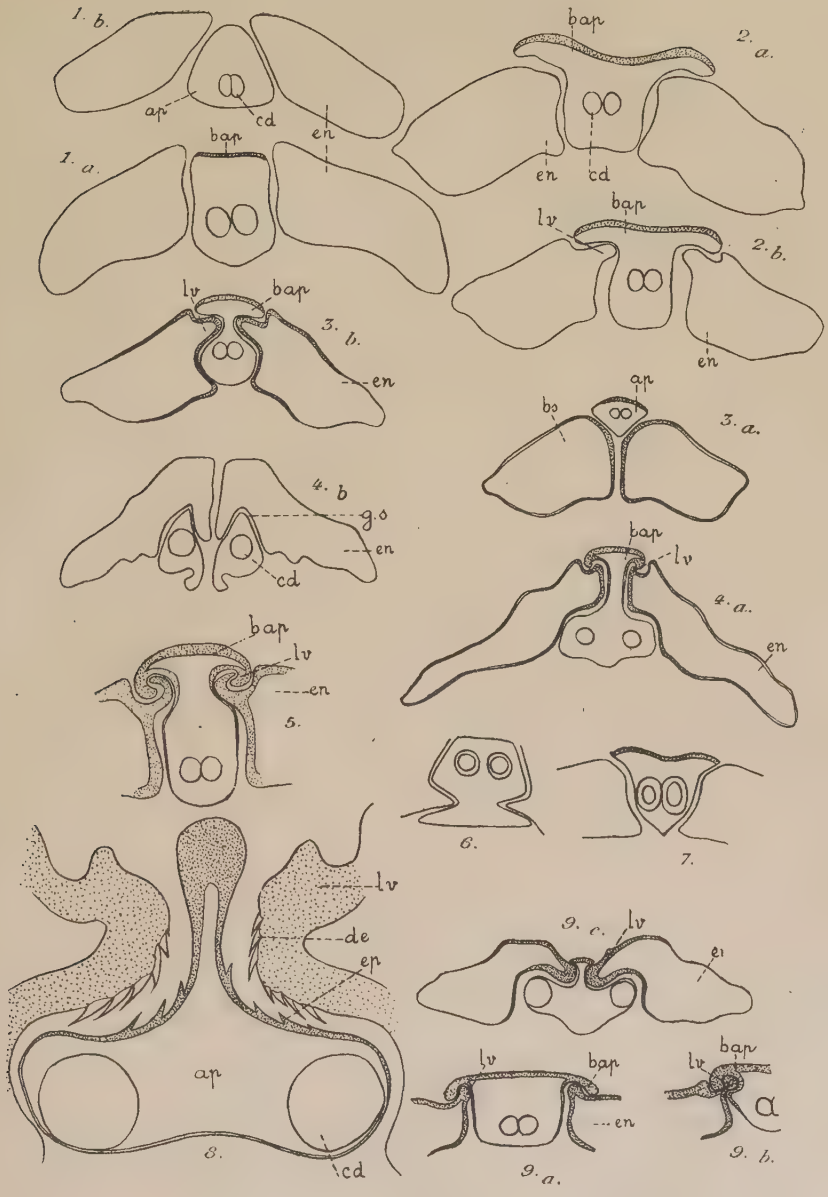
1. *a* et *b*. *Deto echinata* Guérin. *c. ap* : corps de l'apophyse génitale; *bap* : bouclier; *f* : Führungssäge; *lv* : lamelle latérale ventrale de l'endopodite; *ld* : lamelle latérale dorsale; *lbs* : lobe ventral du basipodite; *s* : soudure des basipodites (*a* : × 66; *b* × 35).
2. *a* et *b*. *Scyphax ornatus* Dana, mêmes notations (*a* : × 80, *b* × 44).
3. *a* et *b*. *Armadilloniscus candidus* B. L., mêmes notations (*a* : × 150; *b* × 55).
4. *a* et *b*. *Porcellio dilatatus* Brandt, *s* : spatule terminale de l'apophyse génitale; *ocd* : ouverture d'un canal déférent; *cd* : canal déférent; *be* : bords enroulés du bouclier de l'apophyse génitale (*bap*) (*a* : × 42; *b* × 34).


o
o.cd
cd
be
b.ap
4. a.
c.ap
2. a.
bap
cap
ep
1. a.
bap
c.ap
3. a.
b.ap
f
lv
4. b.
ld
lv
ld
2. b.
lv
3. b.
ld
lbo
f
lv
1. b.
lbo
ld

EXPLICATION DE LA PLANCHE VI

Coaptation apophyse génitale-endopodites 1 chez les Crinocheta (*suite*).

1. *a* et *b*. *Deto echinata*. *ap* : apophyse génitale ; *en* : endopodites 1 ; *cd* : canal déférent ; *bap* : bouclier de l'apophyse génitale (× 85).
2. *a* et *b*. *Scyphax ornatus* mêmes notations ; *l*, *v* : lamelle latérale ventrale de l'endopodite (× 85).
3. *a* et *b*. *Armadilloniscus candidus*, mêmes notations (× 85).
4. *a* et *b*. *Halophiloscia Couchii* Kinahan, mêmes notations ; *gs* : gouttière spermatique de l'endopodite (× 85).
5. *Chætophiloscia elongata* Dollfus, mêmes notations (× 85).
6. Schéma de Verhoeff (1935).
7. Schéma d'Arcangeli (1930).
8. *Armadillidium vulgare* Latreille. *de* : dents d'accrochage de l'endopodite ; *ep* : épines de l'apophyse génitale (× 800).
9. *a*, *b*, *c*. *Armadillo officinalis* Desmaret, mêmes notations que pour la figure 1 (× 85).


1. b.
ap
cd
en
bap
1. a.
bap
2. a.
en
cd
lv
bap
2. b.
en
lv
bap
3. b.
en
ap
bo
3. a.
4. b
go
en
cd
bap
lv
4. a.
en
bap
lv
en
5.
6.
7.
lv
de
ep
ap
cd
8.
9. c.
lv
ei
lv
bap
en
9. a.
lv
bap
a
9. b.

DEUXIÈME THÈSE

L'Hermaphrodisme chez les Crustacés Isopodes.

Vu et approuvé :

Paris, le 25 Juin 1946.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. CABANNES.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY.

DÉPÔT LÉGAL : 1946, 4e TRIMESTRE, N° D'ORDRE 1.
BARNÉOUD FRÈRES ET Cie, IMPRIMEURS (31.0566). LAVAL. N° 578. — 12-1946.